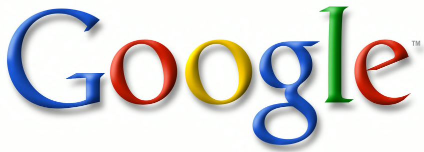
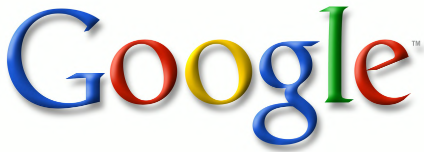






ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

—

BOTANIQUE

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XI

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1910

CONTRIBUTION
A L'ÉTUDE DES ANACARDIACÉES DE LA TRIBU DES MANGIFÉRÉES

Par M. A. GORIS

Cette étude, entreprise à l'instigation de M. Lecomte, qui a spécialement étudié les Anacardiacées d'Indo-Chine, a eu surtout pour but de rechercher si les caractères anatomiques tirés de la feuille pouvaient, en ce qui concerne la détermination de ces végétaux, venir en aide aux caractères tirés de la morphologie florale.

En outre, comme nous avions à notre disposition un assez grand nombre de tiges, nous en avons profité pour en examiner aussi la structure. Toutefois l'anatomie de ces organes ayant été soigneusement décrite par M. Jadin (1), nous serons très bref sur cette partie de notre étude. Nos recherches confirment d'ailleurs celles du distingué professeur de Montpellier, mais elles ne peuvent être d'une grande utilité taxinomique, tandis que dans la structure de la feuille, au contraire, on peut trouver des caractères utiles à la diagnose des genres.

On sait que la tribu des Mangiférées se classe de la façon suivante :

Mangiférées. 5 carpelles libres ou un seul; feuilles toujours simples.

A. — 5 carpelles, dont un seul fertile...................... *Buchanania.*
B. — Un seul carpelle.
  α. Feuilles alternes.
    † Étamines 10-5, dont 4-1 fertiles, les autres avortées.
      1. Pédicelle renflé sous le fruit.......... *Anacardium.*
      2. Pédicelle non renflé sous le fruit...... *Mangifera.*

(1) Jadin, Contribution à l'étude des Térébinthacées. *Thèse Pharm.*, Montpellier, 1894, in-4°, 97 pages.

†† Étamines 3, toutes fertiles; drupe globuleuse, ovoïde.
1. Pétales sessiles non accrescents........ *Gluta.*
2 Pétales accrescents sous le fruit....... *Swintonia.*
††† Étamines nombreuses; pétales accrescents. *Melanorrhea.*
β. Feuilles opposées.............................. *Bouea.*

Au cours de l'exposé des recherches histologiques qui font l'objet de ce travail nous suivrons un ordre un peu différent, réservant ainsi la possibilité de grouper les genres présentant entre eux des affinités anatomiques.

Quand le matériel était suffisant, les études ont porté sur plusieurs échantillons de la même plante et sur des feuilles de provenance différente. Nous avons toujours noté très soigneusement l'origine de l'échantillon d'herbier, ce qui rend possible les comparaisons en cas de contestations ultérieures.

BUCHANANIA

ESPÈCES ÉTUDIÉES. — *B. acuminata* Turcz., Herb. Dr HARMAND, n° 370. — *B. florida* Schauer (sous le nom de *B. arborescens* Blume). — *B. florida* var. *Cumingii* Engl., Philippines. — *B. florida* var. *lucida* Engl. — *B. florida* var. *arborescens* Engl. — *B. insignis* Blume. — *B. Lanzan* Spreng. (sous le non de *B. angustifolia* Roxb.). — *B. Lanzan* Spreng., voyage de GAUDICHAUD sur la « Bonite ». — *B. latifolia* Roxb., Indes. — *B. mangoïdes* F. Muell., Melbourne. — *B. microphylla* Engl. — *B. pallida* Pierre, Herb. PIERRE, n° 1675. — *B. platyneura* Kurz. — *B. reticulata* Hance. — *B. sessilifolia* Blume.

Tiges. — Parenchyme cortical épais le plus souvent sans cellules scléreuses (*B. reticulata*, *B. latifolia*, *B. platyneura*, *B. microphylla*, *B. florida* var. *lucida*, *B. florida* var. *arborescens*), quelquefois avec de rares éléments scléreux (*B. florida*, *B. arborescens*) ou même, dans le *B. insignis*, réunis en assez grand nombre pour former une sorte de gaine annulaire. Cette ligne scléreuse est située près l'assise subéro-phellodermique qui se forme elle-même dans la quatrième ou cinquième assise du parenchyme cortical. Des fibres péricycliques groupées en arcs protègent les canaux sécréteurs du liber primaire ; ces arcs sont plus ou moins développés suivant les espèces,

presque toujours isolés, et très rarement réunis les uns aux autres en un anneau continu, sauf dans le *B. Lanzan*.

Liber secondaire sans éléments de soutien dans les tiges jeunes, partagé plus tard par un (*B. platyneura*, *B. insignis*, *B. latifolia*, *B. florida* var. *lucida*, *B. florida* var. *Cumingii*) ou deux (*B. reticulata*) (fig. I) anneaux concentriques d'amas plus ou moins volumineux de fibres libériennes, en dedans desquels se trouvent répartis des canaux sécréteurs de faible dimension. Le bois est fortement lignifié avec rayons médullaires unisériés et moelle légèrement sclérifiée, pourvue de canaux sécréteurs énormes vers la périphérie.

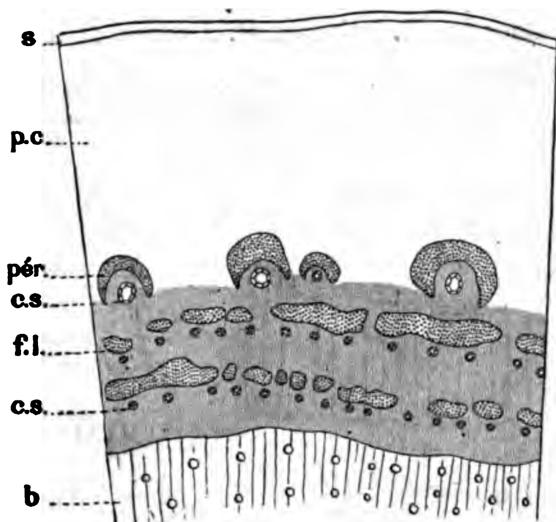


Fig. I. — Tige de *Buchanania reticulata* Hance. — *s*, suber; *p. c*, parenchyme cortical; *pér*, péricycle; *c. s*, canal sécréteur; *f. l*, libériennes; *b*, bois. Gr. = 30 D.

Mâcles et cristaux prismatiques d'oxalate de calcium dans tous les parenchymes, mais en proportion variable ; rares dans les *B. Lanzan*, *B. platyneura*, *B. insignis*, plus abondants dans les autres espèces étudiées.

Feuille. — Nervure médiane. — Nervure proéminente sur les deux faces, offrant la structure générale observée chez les Mangiférées, toutefois avec parenchyme dépourvu de cellules scléreuses. Système fasciculaire formé de deux arcs libéroligneux complètement entourés par un péricycle fibreux commun. Canaux sécréteurs dans le péridesme.

Poils tecteurs de deux sortes, les uns courts, les autres plus développés, mais toujours unicellulaires. Ces poils n'existent que chez un très petit nombre d'espèces (*B. microphylla*, *B. reticulata*, *B. pallida*).

Chez les autres les poils manquent, mais il importe de faire remarquer que les feuilles étudiées étaient adultes.

LIMBE. — La structure en est assez variable et on peut y trouver trois types très distincts.

Chez les *B. latifolia*, *B. Lanzan*, le mésophylle est bifacial,

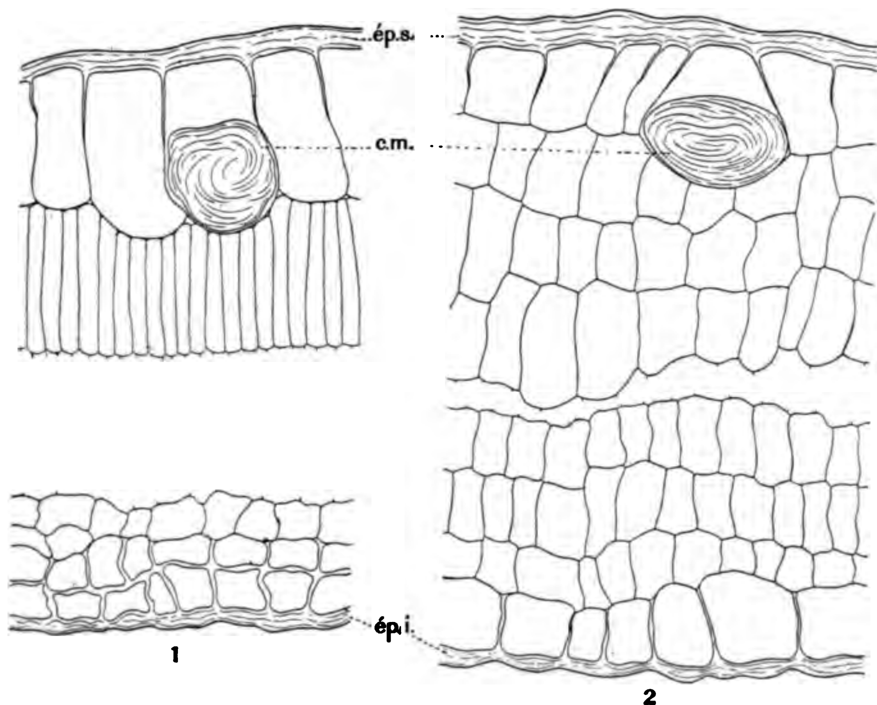


Fig. II. — 1, structure du limbe de la feuille de *B. Lanzan* Spreng; 2, feuille de *B. Lanzan* Spreng. sous le nom de *B. angustifolia* Roxb.; *ép. s*, épiderme supérieur; *ép. i*, épiderme inférieur; *c. m*, cellule à mucilage. Gr. = 325 D.

avec une rangée de cellules palissadiques très développées occupant à elles seules plus de la moitié de l'épaisseur du limbe (fig. II, 1).

Les *cellules épidermiques supérieures*, *volumineuses*, ont la paroi externe fortement épaissie et cutinisée et les parois latérales au contraire minces et cellulosiques; les cellules de l'épiderme inférieur, de dimensions restreintes si on les compare aux précédentes, ont une cuticule également très développée. Un certain nombre de ces *cellules épidermiques*, particulièrement à *l'épiderme supérieur*, *renferment du mucilage* (fig. III, 1, 2, 3).

Les poils tecteurs sont rares et les mâcles d'oxalate de calcium abondantes dans le parenchyme lacuneux.

Les *B. reticulata*, *B. pallida*, présentent la même structure,

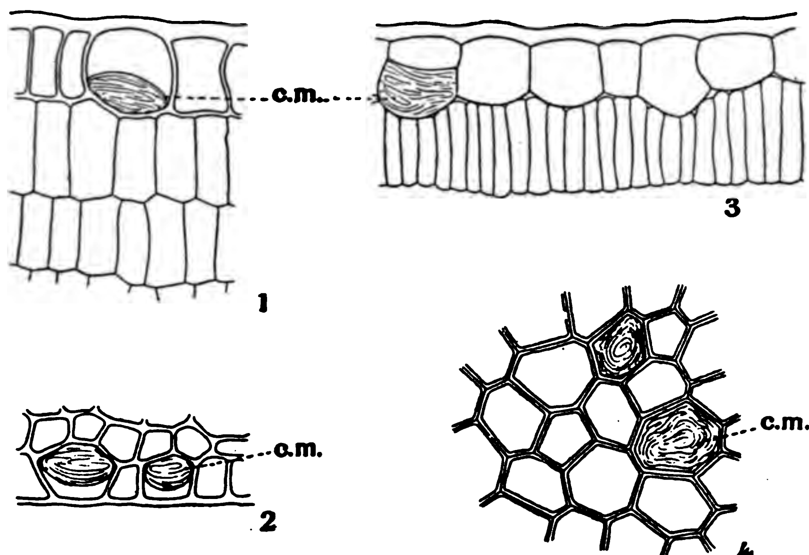


Fig. III. — 1, épiderme supérieur et assises palissadiques de la feuille de *Buchanania florida* var. *lucida*; 2, épiderme inférieur de la même feuille; 3, épiderme supérieur et assise palissadique de la feuille de *B. latifolia* Roxb.; 4, épiderme supérieur de la même feuille vu de face; *c.m*, cellule à mucilage. Gr. = 425 D.

mais les cellules épidermiques sont un peu moins grandes et les cellules palissadiques moins développées. Poils tecteurs unicellulaires.

Les *B. platyneura*, *B. insignis*, *B. sessilifolia*, *B. microphylla*, appartiennent également au type *latifolia*, mais leurs cellules épidermiques quoique très développées ont des dimensions cependant moindres que chez le *B. reticulata* et surtout les *B. latifolia* et *B. Lanzan*.

Les *B. mangoïdes*, *B. acuminata*, pourraient se placer à la tête du second groupe. Ils présentent la même particularité de structure : *cellules épidermiques de dimension exagérée* dont un grand nombre renferment du mucilage, mais au lieu d'une seule assise palissadique très développée, il y en a deux, de dimensions plus réduites. Le *B. florida* var. *lucida*, ne diffère des précédents que par un moins grand nombre de mâcles d'oxalate de calcium et surtout par la présence de cristaux pris-



ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

SEPTIÈME SÉRIE

— —

BOTANIQUE

teurs (*A. occidentale*). Cristaux d'oxalate de calcium peu nombreux.

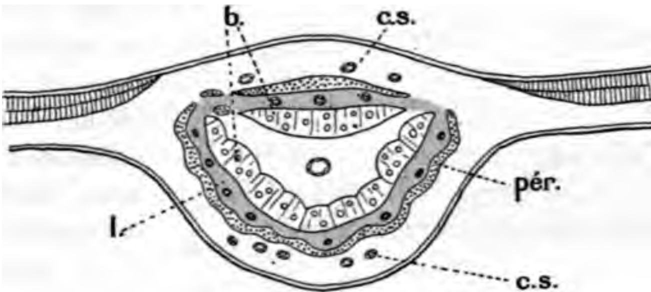
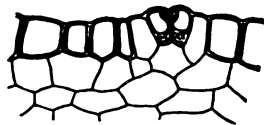


Fig. X. — Feuille d'*Anacardium humile* A. St-Hil. — *c. s*, canal sécréteur; *pér*, péricycle ; *l*, liber ; *b*. bois. Gr. = 30 D.

Limbe. — Mésophylle bifacial avec deux rangées de cellules palissadiques (*A. humile*, *A. occidentale*), quelquefois trois (*A. curatellæfolium*). Dans ce dernier cas les parois de la première rangée sont légèrement subérifiées (fig. XI). Peu de cristaux.



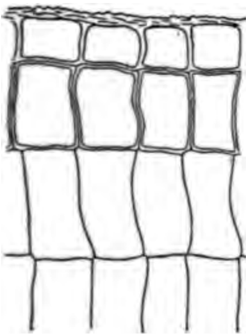


Fig. XI. — Epiderme supérieur et assise palissadique de la feuille d'*Anacardium curatellæfolium* A. Saint-Hil. Gr. = 500 D.



Fig. XII. — Poil sécréteur d'*Anacardium occidentale* L. Gr. = 500 D.

Fig. XIII. — Stomate en coupe transversale et épiderme inférieur vu de face, de la feuille d'*Anacardium occidentale* L. Gr. = 500 D. (Le pointillé représente l'épaississement de la membrane de la cellule stomatique.)

Épidermes. — Cellules épidermiques petites, plus ou moins fortement lignifiées, canaliculées, tandis que les parois des cellules stomatiques restent cellulosiques. Poils tecteurs rares, sauf dans l'*A. curatellæfolium*. Poils sécréteurs, peu nombreux,

enfoncés dans l'épiderme, formés d'une tête pluricellulaire et d'un pédicelle court uni ou bicellulaire (fig. XII). Les parois des deux épidermes, vues de face, sont fortement épaissies, légèrement ondulées et striées nettement. Stomates entourés par quatre ou cinq cellules dont deux parallèles aux cellules stomatiques (fig. XIII). Cette disposition si spéciale des stomates, et la présence des canaux sécréteurs dans le parenchyme cortical du pétiole ou de la feuille constituent des caractères importants pour la diagnose du genre *Anacardium*.

BOUEA

Espèces étudiées. — *B. burmanica* Grif. var. *microphylla* Engl. — *B. burmanica* Grif. var. *Roxburghi* Pierre. — *B. burmanica* Grif. (sous le nom de *B. oppositifolia* Meisn.). — *B. microphylla* Grif. — *B. microphylla* Grif. (sous le nom de *B. diversifolia* Miq.).

Tige. — Liège bien développé, d'origine sous-épidermique. Écorce partagée en deux zones par un anneau scléreux continu. En dedans de cette bande de sclérenchyme se trouvent des amas de cellules scléreuses plus ou moins développés ; les plus volumineux sont situés entre les groupes réniformes de fibres péricycliques qui protègent les canaux sécréteurs du liber primaire. Bois dense avec peu de vaisseaux et rayons médullaires unisériés. Moelle à éléments parfois sclérifiés, *sans canaux sécréteurs*.

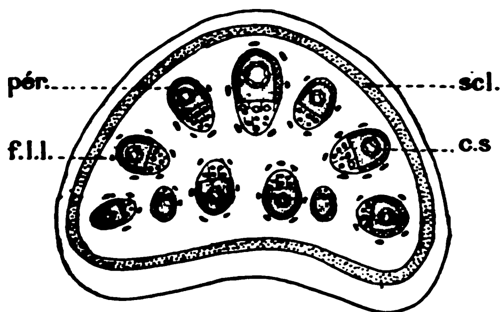


Fig. XIV. — Pétiole du *Bouea burmanica* Grifl. (*B. oppositifolia* Meisn.). — *pér*, péricycle ; *scl*, anneau de sclérenchyme ; *c. s*, canal sécréteur ; *f. l. l*, faisceaux libéroligneux. Gr. = 30 D.

Pétiole. — La section transversale du pétiole est triangulaire. Dans le parenchyme cortical se retrouve l'anneau continu de cellules scléreuses signalé dans la tige ; il est séparé de l'épiderme par quelques rangées de cellules parenchymateuses.

Système fasciculaire constitué par deux rangées de *faisceaux isolés*, disposés l'un à la partie supérieure, l'autre à la partie inférieure du pétiole (fig. XIV). Le liber de chaque faisceau est coiffé par une calotte de fibres péricycliques plus ou moins développée.

Cristaux d'oxalate de calcium, nombreux dans les *B. oppositifolia*, *B. microphylla*, rares dans les trois autres espèces. Poils coniques, unicellulaires, principalement chez le *B. diversifolia*.

Le pétiole ne renferme pas de ces sclérites particuliers, en si grand nombre dans la feuille.

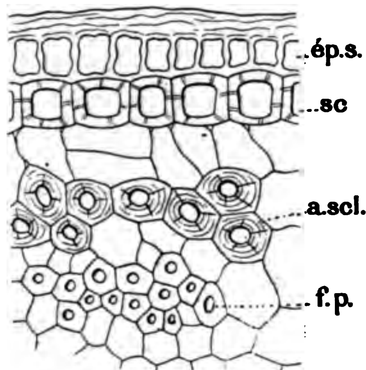


Fig. XV. — Partie supérieure de la nervure médiane du *B. burmanica* Griff. var. *microphylla* Engl. — *ép. s*, épiderme supérieur; *sc*, sclérites sous-épidermiques; *asc*, anneau scléreux cortical; *fp*, fibres péricycliques. Gr. = 500 D.

Feuille. — NERVURE MÉDIANE. — Biconvexe. Système libéroligneux rappelant celui du pétiole par ses faisceaux généralement isolés. Quelquefois ils sont réunis entre eux par un stéréome scléreux comprenant le péricycle et les rayons médullaires, mais, malgré cela il est toujours facile de les distinguer les uns des autres. Le liber de ces différents faisceaux est protégé par un anneau de fibres péricycliques qui, dans le cas particulier, est continu.

Dans le parenchyme, à la partie supérieure et inférieure du système fasciculaire, on retrouve l'anneau de sclérenchyme signalé dans la tige et le pétiole. Cellules épidermiques à cuticule très développée, et à parois latérales subérifiées. Sous l'épiderme supérieur se trouve *une rangée complète de sclérites*, distincte de l'anneau de sclérenchyme (fig. XV); sous l'épiderme inférieur, ces sclérites sont moins nombreux. *Péridesme sans canaux sécréteurs.*

LIMBE. — Mésophylle bifacial avec une seule rangée de cellules palissadiques. Faisceaux libéroligneux des nervures secondaires à péricycle fortement sclérifié; la partie supérieure de ces faisceaux est également protégée par un amas de fibres.

Sous l'épiderme supérieur on trouve une rangée de sclérites disposés le plus souvent parallèlement au limbe, mais dont un

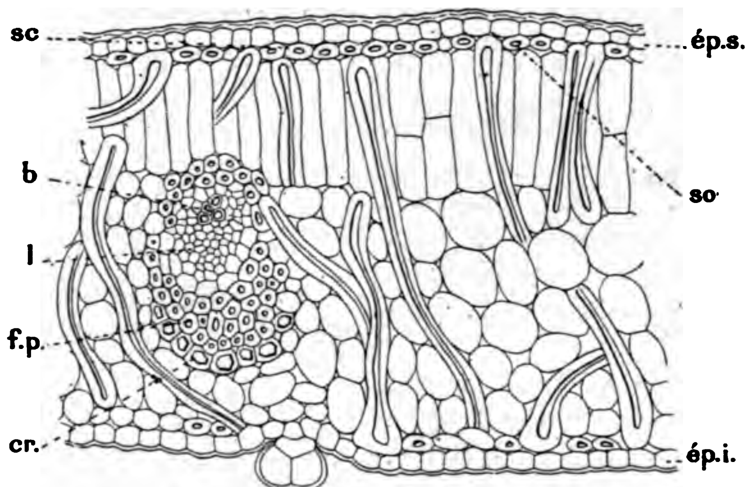


Fig. XVI. — Structure du limbe de *B. microphylla* Griff. (sous le nom de *Bouea diversifolia* Miq.). — *ép. s*, épiderme supérieur; *ép. i*, épiderme inférieur; *sc*, sclérites; *b*, bois; *l*, liber; *cr*, cristaux d'oxalate de calcium; *fp*, fibres péricycliques. Gr. = 270 D.

certain nombre le traversent perpendiculairement d'un épiderme à l'autre (1) (fig. XVI). Ces sclérites sont moins nombreux sous l'épiderme inférieur. Poils sécréteurs, enfoncés dans l'épiderme, formés d'une ou de deux cellules basilaires et d'une tête pluricellulaire comprenant parfois plus de vingt éléments. Cristaux losangiques nombreux, adjacents aux arcs scléreux des nervures secondaires.

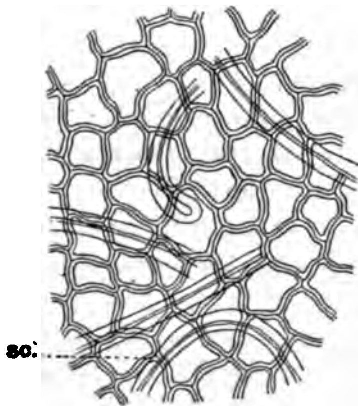


Fig. XVII. — Épiderme supérieur de la feuille du *Bouea burmanica* Griff. var. *microphylla* Engl. — *sc*, sclérites. Gr. = 425 D.

ÉPIDERMES. — Épiderme supérieur, à parois légèrement ondulées, au-dessous desquelles on aperçoit les sclérites plus ou moins nombreux comme il a été figuré (fig. XVII).

(1) Ce fait avait d'ailleurs été signalé par M. JADIN. *Journ. de Bot.*, 1893, p. 405.

Épiderme inférieur à parois sinueuses. Stomates entourés par un nombre variable de cellules (4-5).

Sur ces épidermes examinés de face, on distingue les poils

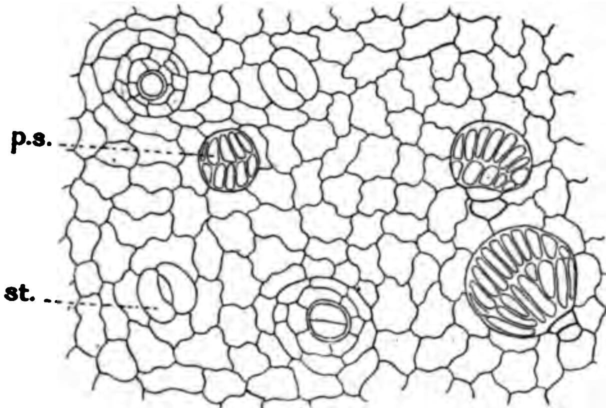


Fig. XVIII. — Épiderme inférieur de la feuille du *Bouea burmanica* var. *microphylla* Engl. — *p.s*, poil sécréteur; *st*, stomate. Gr. = 425 D.

sécréteurs signalés plus haut (fig. XVIII), très souvent couchés sur le limbe et accusant ainsi très nettement leurs formes variées.

GLUTA

Espèces étudiées. — *G. Benghas* L. — *G. Benghas* L. (échantillon étiqueté *G. Tourtour*). — *G. cambodiana* Pierre, collect. Harmand, Herb. Pierre, n° 1334. — *G. coarctata* Hook., Herb. Pierre, n° 1662. — *G. elegans*, Hook., Herb. Pierre. — *G. tavoyana* Hook., collect. Griffith, n° 1118.

Tige. — Liège assez développé, d'origine sous-épidermique. Parenchyme cortical rempli de cellules scléreuses disséminées ou réunies par 2 ou par 3 et non groupées en amas volumineux ou en zone continue comme dans les *Bouea*, *Mangifera*, *Swintonia*. Canaux sécréteurs libériens très développés, protégés, comme toujours, par les fibres péricycliques. Canaux sécréteurs du liber secondaire très nombreux (fig. XIX). Poils fibreux avec peu de vaisseaux. Rayons médullaires unisériés. Moelle légèrement sclérifiée à la périphérie, avec canaux sécréteurs nombreux au voisinage du bois. Cristaux d'oxalate de calcium très rares.

Pétiole. — Système fasciculaire formé de deux cordons libé-

roligneux, dont les *faisceaux isolés* sont séparés par de larges rayons médullaires. Les canaux sécréteurs libériens sont protégés par des amas de fibres isolés. Canaux sécréteurs dans la moelle. Cristaux rares.

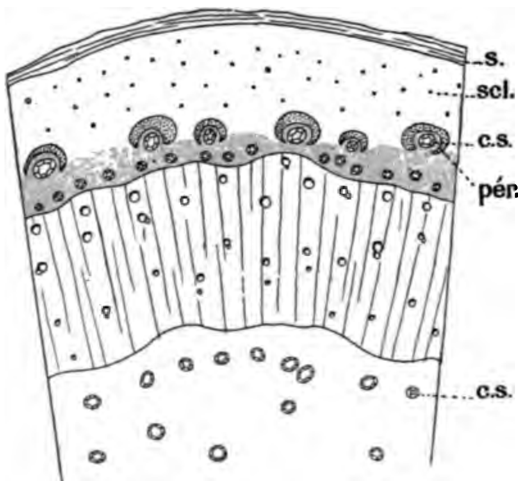


Fig. XIX. — Pétiole du *Gluta Benghas* L. (*G. Tourtour*). — *s*, suber; *scl*, sclérenchyme; *c. s*, canal sécréteur; *pér*, fibres péricycliques. Gr. = 30 D.

Feuille. — NERVURE MÉDIANE. —

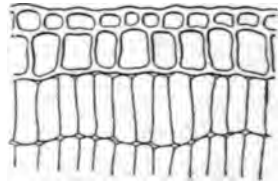


Fig. XX. — Épiderme supérieur et assises palissadiques du *G. tavoyana* Hook. Gr. = 270 D.

Biconvexe. Cellules épidermiques à parois épaissies et fortement cutinisées. Sous l'épiderme supérieur on trouve une ou

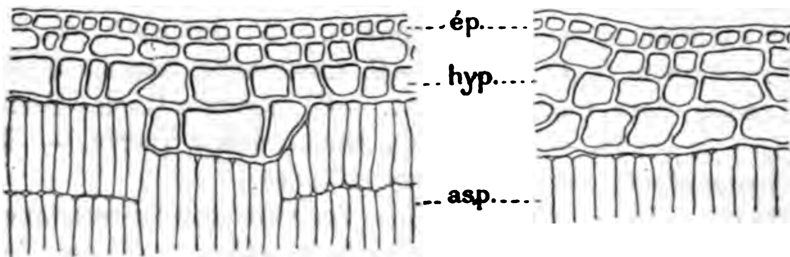


Fig. XXI. — Épiderme supérieur et assises palissadiques du *G. Benghas* L. (*G. Tourtour*). — *ép*, épiderme; *hyp*, hypoderme; *as.p*, assises palissadiques. Gr. = 270 D.

deux rangées de cellules scléreuses. Leurs parois très fortement lignifiées chez le *G. elegans*, le sont beaucoup moins chez les *G. tavoyana*, *G. cambodiana*.

A la face inférieure on retrouve des cellules semblables, mais en moins grand nombre. Faisceaux libéroligneux présentant la même disposition que dans les autres Mangiférées. Très rarement canaux sécréteurs dans le péridesme.

LIMBE. — Mésophylle bifacial avec deux cellules palissadiques, rarement une seule (*G. elegans*). *Hypoderme toujours sclérifié*, simple dans *G. tavoyana*, *G. cambodiana* (fig. XX), formé de deux rangées (*G. Benghas*, *G. elegans*), quelquefois trois (*G. coarctata*, *G. Benghas* sous le nom de *G. Tourtour*) (fig. XXI); mais ces éléments hypodermiques sont toujours sclérifiés (fig. XXII). A la face inférieure on trouve également quelques cellules scléreuses sous-épidermiques.

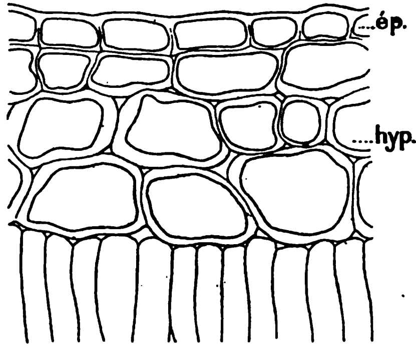


Fig. XXII. — Épiderme supérieur et assises palissadiques du *G. coarctata* Hook. — *ép.* épiderme ; *hyp.* hypoderme. Gr. = 425 D.

ÉPIDERMES. — Les cellules de l'épiderme supérieur sont petites, de dimensions moindres que celles de l'épiderme inférieur. Examinées de face leurs parois sont épaisses, faiblement sinueuses. Stomates nombreux à la face inférieure, entourés par 4-5 cellules. Poils unicellulaires coniques dans *G. Benghas* seulement.

MELANORRHEA

ESPÈCES ÉTUDIÉES. — *M. Beccari* Engl., n° 1484, Herb. BECCARI, Bornéo 1872. — *M. glabra* Wall., Herb. India Company. — *M. laccifera* Pierre, Herb. PIERRE, Annam, décembre 1875, n° 1635. — *M. macrocarpa* Engl., Herb. BECCARI, Bornéo, 1872, n° 3055. — *M. pilosa* H. Lec., type n° 2726. — *M. pilosa* H. Lec., n° 1394, Thorel. Cochinchine. — *M. usitata* Wall., Herb. A. JUSSIEU 597 (WALLICH 1830).

Tige. — Parenchyme cortical très développé, rempli de cellules scléreuses isolées (1), et d'amas scléreux réduits à un très petit nombre d'éléments. Arcs de fibres péricycliques généralement moins volumineux que dans les genres précédemment étudiés.

(1) M. JADIN dit que le parenchyme cortical des *Melanorrhea* est dépourvu d'éléments scléreux; l'auteur fait d'ailleurs remarquer que ces échantillons provenaient de jeunes tiges.

Liber secondaire très développé surtout dans le *M. pilosa*; canaux sécréteurs abondants et nombreux paquets de fibres libériennes dans *M. macrocarpa*, *M. Beccari*, plus rares dans les autres espèces étudiées (fig. XXIII). Moelle sclérifiée avec canaux sécréteurs petits et peu nombreux. Cristaux d'oxalate de calcium en màcles dans tous les parenchymes.

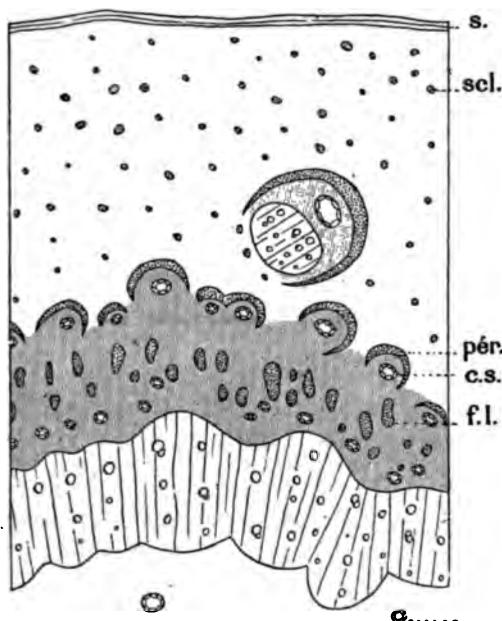


Fig. XXIII. — Pétiole du *Melanorrhea macrocarpa* Engl. — *s*, suber; *scl*, sclérenchyme; *c. s*, canal sécréteur; *f. l*, fibres libériennes. Gr. = 30 D.

Dans le parenchyme cortical de ces tiges, sauf toutefois dans celui du *M. Beccari*, on trouve des faisceaux foliaires en petit nombre.

Feuille. — Nervure médiane. — Structure générale de toutes les Mangiférées. Faisceaux libéroligneux étalés avec de nombreux canaux sécréteurs libériens. Moelle dépourvue de canaux sécréteurs.

Limbe. — Structure bifaciale avec deux rangées de cellules palissadiques, séparées de l'épiderme *par un hypoderme* d'épaisseur variable comprenant, tantôt une seule rangée de cellules (*M. glabra*, *M. usitata*), tantôt une et par endroits deux (*M. pilosa*, *M. laccifera*, *M. macrocarpa*), enfin toujours deux dans le *M. Beccari*. Ces cellules hypodermiques ont toujours leurs parois épaissies et même parfois sclé-

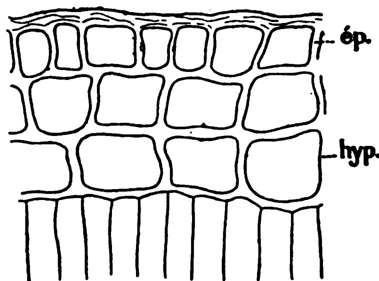


Fig. XXIV. — Épiderme supérieur, hypoderme et assise palissadique du *Melanorrhea Beccari* Engl. — *ép*, épiderme; *hyp*, hypoderme. Gr. = 425 D.

rifiées (*M. Beccari*) (fig. XXIV). Mâcles d'oxalate de calcium abondantes surtout au voisinage de l'épiderme inférieur. Les faisceaux des nervures secondaires sont protégés à la partie supérieure et à la partie inférieure par des fibres. Poils unicellulaires courts dans le *M. pilosa*, plus nombreux et très développés chez le *M. usitata* (fig. XXV).

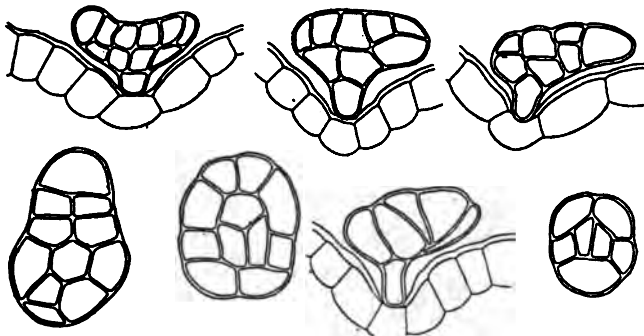


Fig. XXV. — Poils sécréteurs des feuilles de *Melanorrhea* en coupe transversale et examinés de face. Gr. = 500 D.

ÉPIDERMES. — Les cellules épidermiques de la face supérieure ont leurs parois faiblement ondulées (*M. glabra*, *M. usitata*, *M. Beccari*, *M. pilosa*, *M. laccifera*), quelquefois presque rectilignes (*M. usitata*) avec des stries cuticulaires chez la plupart des espèces, sauf toutefois chez les *M. Beccari*, *M. laccifera*. Les cellules épidermiques du *M. pilosa* sont en voie de division et l'épiderme présente le même aspect que chez *Mangifera andamica* (fig. XXXIII).

MANGIFERA

ESPÈCES ÉTUDIÉES. — *M. africana* Oliver. — *M. andamica* King. — *M. camptosperma* Pierre, Herb. PIERRE, n° 161, 1866. — *M. cæsia* Jack. (sous le nom de *M. Kæmanga* Blume). — *M. fœtida* Lour., Herb. GRIFFITH. — *M. Griffithii* Hook., Malaisie. — *M. indica* L., type de JACQUEMONT, Herb. JACQUEMONT, Saint-Domingue. — *M. indica* L., voyage de LA PÉROUSE, Bolivie, n° 2381. — *M. indica* L., serres de l'École de Pharmacie. — *M. longipes* Griff. — *M. lagenifera* Griff. — *M. lagenifera* Griff., échantillon récolté par H. N. RIDLEY, Singapore. — *M. minor*

Blume, n° 545. — *M. Reba* Pierre, Herb. Pierre, n° 1648. — *M. quadrifida* Jack.

Tige. — Cellules épidermiques, rectangulaires, *très allongées dans la direction radiale*, à parois externes fortement cutinisées (fig. XXVI). L'assise subéro-phellodermique prend naissance dans la cinquième ou sixième rangée de cellules du parenchyme cortical (*M. minor*). Au-dessous de cette assise génératrice, on voit un anneau scléreux continu, peu développé (deux, trois rangées d'éléments) qui se retrouve chez toutes les espèces étudiées [*M. longipes* (fig. XXVII), *M. Griffithii*, *M. odorata*, *M. fœtida*, *M. indica*, *M. minor*], sauf chez le *M. africana*. Le parenchyme

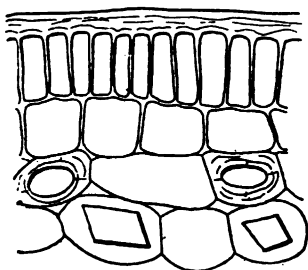


Fig. XXVI. — Épiderme de la tige de *Mangifera fœtida* Lour. Gr. = 425 D.

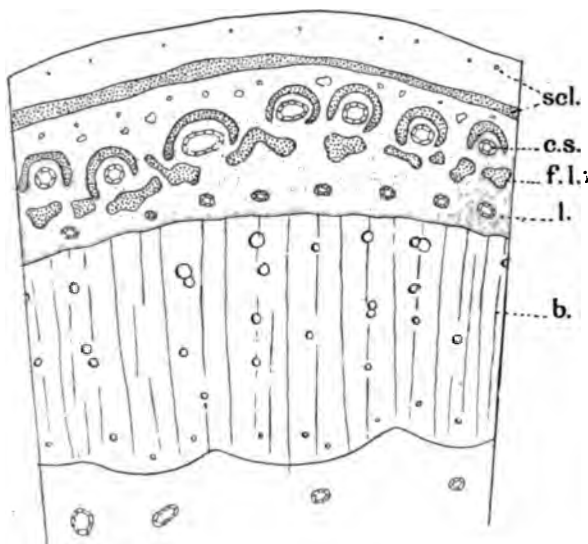


Fig. XXVII. — Pétiole du *Mangifera longipes* Griff. — *scl*, sclérenchyme; *c. s*, canal sécréteur; *f. l*, fibres libériennes; *l*, liber; *b*, bois. Gr. = 30 D.

cortical se trouve ainsi partagé en deux parties. La zone externe est quelquefois entièrement parenchymateuse (*M. indica*), mais le plus souvent renferme des cellules scléreuses isolées, peu nombreuses (*M. longipes*, *M. fœtida*, *M. odorata*, *M. minor*) ou en très grand nombre (*M. Griffithii*). La zone interne au contraire

est toujours riche en éléments scléreux assez souvent disposés en amas plus ou moins volumineux. Ces paquets de cellules scléreuses peuvent même se trouver dans le liber, au voisinage et en dessous des canaux sécréteurs du liber primaire. Comme d'autre part ces canaux sont protégés extérieurement par des fibres péricycliques, ils se trouvent être entourés presque complètement par un anneau de sclérenchyme. Les canaux sécréteurs du liber secondaire sont plus ou moins nombreux suivant l'âge de la tige. Bois entièrement lignifié comme dans toutes les Mangiférées avec vaisseaux peu nombreux et rayons médullaires unisériés. Canaux sécréteurs périmédullaires en assez grand nombre. Cristaux prismatiques d'oxalate de calcium abondants dans le parenchyme cortical.

Le *M. africana* diffère des espèces précédentes par l'absence d'un anneau scléreux continu dans l'écorce ; on trouve au contraire dans cette tige des amas nombreux et plus ou moins volumineux de sclérenchyme. Il en diffère encore par la forme des cellules épidermiques qui sont presque isodiamétriques.

Feuille. — Nervure médiane. — Nervure proéminente sur

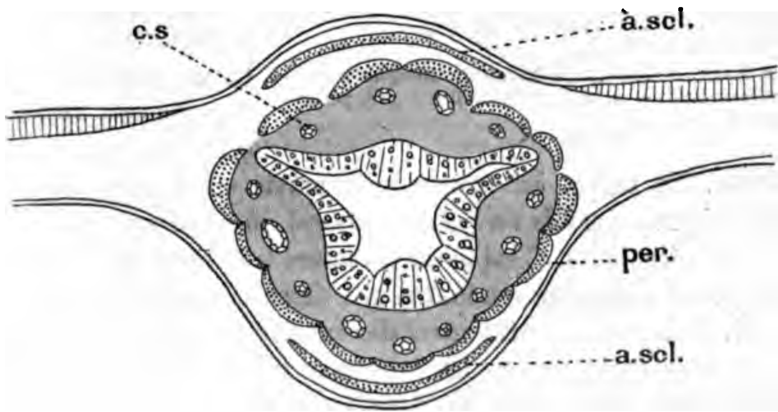


Fig. XXVIII. — Nervure médiane du *Mangifera minor* Blume. — *a. scl*, anneau scléreux ; *c. s*, canal sécréteur ; *pér*, péricycle. Gr. = 30 D.

les deux faces. Système fasciculaire comprenant deux groupes de faisceaux libéroligneux ; celui de la partie inférieure est plus ou moins arqué suivant les espèces et ses extrémités rejoignent le groupe supérieur, à orientation inverse du premier. Nombreux canaux sécréteurs dans le liber, protégé par des amas de fibres

péricycliques formant un cercle presque continu autour de la masse ligneuse. A la partie supérieure et inférieure de la nervure médiane on trouve, dans le parenchyme, à égale distance de l'anneau péricyclique et des épidermes, un anneau scléreux correspondant à celui de la tige (fig. XXVIII). Canaux sécréteurs dans la moelle, sauf dans les *M. minor*, *M. andamica*, *M. Reba*, *M. camptosperma*.

Chez les *M. cœsia*, *M. lagenifera*, les faisceaux libéroligneux ont une tendance à s'isoler les uns des autres ; ils sont même très nettement séparés dans cette dernière espèce (fig. XXIX). C'est là un caractère qui les distingue des espèces précédentes et les rapproche d'autres Mangiférées et en particulier des *Bouea*. Ils ne possèdent pas non plus les anneaux scléreux du parenchyme. En outre, on trouve à la partie supérieure, dans le parenchyme, parfois un (*M. lagenifera*) ou plusieurs (*M. cœsia*) canaux sécréteurs. C'est là un caractère très rare chez les Mangiférées et qui ne se rencontre que dans le genre *Anacardium*. Le *M. Reba* possède également des canaux sécréteurs corticaux, mais dans cette espèce les faisceaux libéroligneux n'ont pas tendance à s'isoler comme dans le *M. lagenifera* et l'anneau scléreux y est très fragmenté.

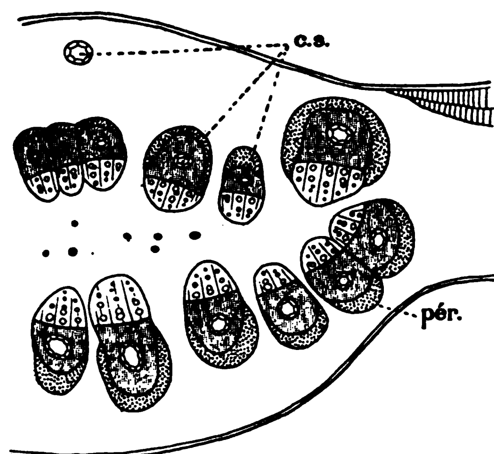


Fig. XXIX. — Nervure médiane du *Mangifera lagenifera* Griff. — *c. s*, canal sécréteur; *pér*, péricycle. Gr. = 30 D.

Limbe. — Les *M. cœsia*, *M. lagenifera*, s'écartent encore des autres espèces par la structure du limbe qui est bifacial avec deux rangées de cellules palissadiques, la plus interne étant toutefois moins développée que la première. On trouve en outre *des sclérites très nombreux et très longs* qui sillonnent le mésophylle allant d'un épiderme à l'autre (fig. XXX). On ne

retrouve ce caractère que dans les espèces du genre *Bouea*.

Dans les autres espèces étudiées le mésophylle est bifacial avec une seule rangée de cellules en palissade. Chez les *M. fœtida*, *M. andamica*, *M. quadrifida*, il existe un hypoderme comprenant une seule assise de cellules plus ou moins sclérifiées suivant les espèces (fig. XXXI). Les cellules de l'épiderme supérieur *sont allongées perpendiculairement* au limbe, leur paroi externe est fortement cutinisée et cette cutinisation atteint également les parois latérales qui sont un peu ondu-

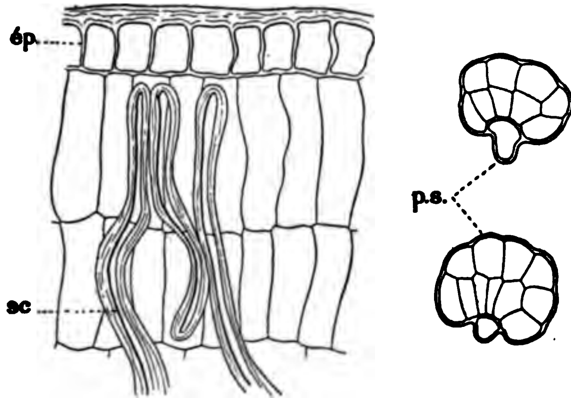


Fig. XXX. — Épiderme supérieur et poils sécréteurs du *Mangifera cœsia* Jack. — *ép*, épiderme supérieur; *sc*, sclérites; *vs*, poil sécréteur. Gr. = 425 D.

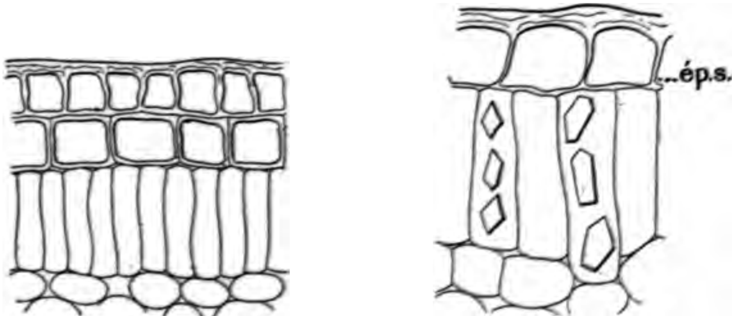


Fig. XXXI. — Epiderme supérieur et hypoderme de la feuille de *Mangifera andamica* King. Gr. = 425 D.

Fig. XXXII. — Épiderme supérieur et hypoderme de la feuille de *Mangifera minor* Blume.

lées. Dans les *M. africana*, *M. minor*, cette transformation de la membrane se produit même sur la paroi interne des cellules épidermiques. Nombreux cristaux prismatiques d'oxalate de calcium dans toutes les espèces et plus particulièrement dans les *M. minor* (fig. XXXII), *M. quadrifida*, chez lesquels certaines cellules palissadiques sont remplies de ces cristaux.

ÉPIDERME. — Épiderme supérieur à parois fortement épaissies, légèrement ondulées (*M. indica*), rarement striées sauf dans le *M. lagenifera*. Les cellules épidermiques sont assez souvent en voie de division et la nouvelle paroi moins développée que les anciennes, contribue à donner à cet épiderme un aspect particulier (*M. andamica*, *M. quadrifida*) (fig. XXXIII).

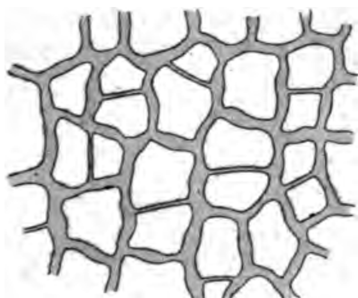


Fig. XXXIII. — Épiderme supérieur de la feuille de *Mangifera andamica* King. Gr. = 425 D.

Chez les *M. fœtida*, *M. cæsia*, l'épaississement des parois latérales n'est pas identique sur toute la hauteur. Il est presque nul à la base des cellules, énorme près de la paroi externe. Suivant la mise au point, l'aspect de l'épiderme varie à chaque instant.

Les parois sont très épaissies, peu ondulées si l'on regarde la partie supérieure de la cellule, minces, et fortement sinueuses si l'on examine la partie inférieure. Enfin nous avons dit que ces parois latérales étaient très souvent ondulées, il y a encore là une cause de complications. Nous avons essayé de reproduire un de ces aspects dans la figure XXXIV. Chez les *M. minor*, *M. africana*, ce phénomène est tellement exagéré qu'il est presque impossible de rendre par le dessin ces différents aspects.

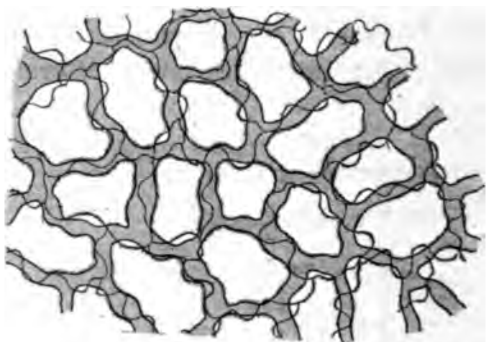


Fig. XXXIV. — Épiderme supérieur de la feuille de *Mangifera fœtida* Lour. Gr. = 425 D.

Épiderme inférieur à parois moins épaissies que celles de l'épiderme supérieur, sauf dans le *M. africana*; elles sont très sinueuses, très rarement striées (*M. lagenifera*). Stomates entourés par quatre ou cinq cellules. Poils sécréteurs dans toutes les espèces.

*
* *

En résumé, les espèces de ce groupe possèdent toutes la même structure essentielle ; elles ne diffèrent entre elles que par des caractères secondaires, permettant la différenciation des genres. Cette classification anatomique concorde d'ailleurs avec la classification basée sur les caractères floraux.

C'est ainsi que les *Buchanania*, qui s'éloignent le plus du type des Mangiférées, se caractérisent par la forme si particulière des éléments de l'épiderme supérieur, et la présence du mucilage dans les cellules épidermiques. La structure de la tige s'écarte également de celle des autres Mangiférées par le faible développement du sclérenchyme dans le parenchyme cortical et la présence des fibres libériennes, qui divisent le liber en plusieurs zones.

La structure du limbe, qui est subcentrique chez les *Swintonia*, et tend à le devenir chez les *Buchanania* (*B. Lanzan*), permet un certain rapprochement entre ces deux genres, et tend à les éloigner des *Mangifera*, *Gluta*, *Melanorrhea*.

Les papilles épidermiques des *Swintonia* constituent un caractère de premier ordre pour la diagnose de ce genre. La tige possède un anneau complet de sclérenchyme, que l'on retrouve dans le parenchyme périfasciculaire du pétiole et de la nervure médiane.

Les *Anacardium* se différencient de toutes les autres Mangiférées par la présence de canaux sécréteurs dans le parenchyme cortical de la tige. Ces canaux sécréteurs se retrouvent toujours dans le pétiole et presque toujours dans la nervure médiane. La disposition si caractéristique des cellules stomatiques constitue également un excellent caractère de diagnose.

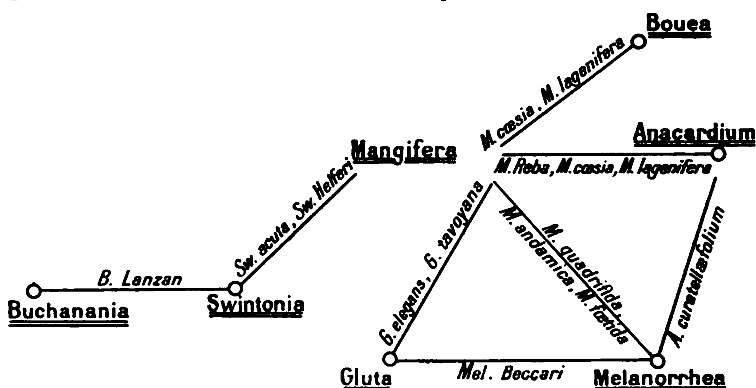
Quant aux *Bouea*, ils sont surtout caractérisés par la présence de sclérites dans le mésophylle, l'absence de canaux sécréteurs dans la moelle et la disposition des faisceaux libéroligneux du pétiole et de la nervure médiane, qui tendent à s'isoler les uns des autres. On trouve très souvent un anneau scléreux dans le parenchyme cortical de la tige.

Les *Melanorrhea*, *Gluta*, se rapprochent beaucoup des *Mangi-*

fera. Ces deux genres possèdent un hypoderme, simple dans le *Melanorrhea*, dédoublé chez les *Gluta*, et, dans les deux cas, presque toujours sclérifié. Le parenchyme cortical de la tige ne possède que des cellules scléreuses isolées ou réunies par petits groupes, tandis que dans les *Mangifera* on trouve un anneau complet de sclérenchyme.

Enfin les deux genres *Melanorrhea* et *Gluta* peuvent se séparer par la disposition des faisceaux libéroligneux, isolés chez les *Gluta*, réunis en lames libéroligneuses chez les *Melanorrhea*. Ces derniers possèdent en outre des poils sécréteurs assez nombreux, alors qu'ils sont rares chez les *Gluta*.

Quant au genre *Mangifera*, il semble synthétiser tous les caractères signalés dans ces différents genres. C'est ainsi qu'il se rattache très étroitement aux genres *Gluta* et *Melanorrhea* par les *M. fœtida*, *M. andamica*, *M. quadrifida*, qui possèdent un hypoderme à une seule assise de cellules plus ou moins sclérifiées. Le *M. Reba*, qui renferme des canaux sécréteurs dans le parenchyme de la nervure ou du pétiole, marque le terme de passage vers les *Anacardium*. Les *M. cœsia*, *M. lagenifera*, qui possèdent des canaux sécréteurs analogues, viennent encore accentuer ce rapprochement. D'autre part, ces deux espèces, renfermant des sclérites dans le mésophylle de la feuille, se rapprochent des *Bouea* et viennent par cela même établir une



certaine liaison entre les *Bouea* et les *Anacardium*. Ce rapprochement entre *Bouea* et *Mangifera* est encore rendu plus manifeste par la disposition des faisceaux libéroligneux des nervures médianes, qui sont isolés dans les deux *Mangifera* à sclérites;

c'est là, nous l'avons fait remarquer, un caractère très particulier aux *Bouea*.

A part ces quelques espèces divergentes, la majorité des plantes du genre *Mangifera* présente des caractères communs, caractères qui s'éloignent peu de ceux des Anacardiacées en général. Ce genre mérite donc bien d'être le pivot du groupe des Mangiférées et l'on pourrait schématiser les résultats par le tableau ci-avant, qui montrerait l'enchaînement de ces différents genres. On pourra y constater, en outre, que les genres *Buchanania* et *Bouea*, qui au point de vue systématique présentent les plus grandes divergences, sont également ceux qui anatomiquement s'écartent le plus du groupe compact des autres Mangiférées.

LES CHAMPIGNONS DITS AMBROSIA

Par J. BEAUVERIE

Lorsque les circonstances nous mirent à même d'étudier les Champignons dits *Ambrosia* sur des pêchers attaqués par le *Tomicus dispar*, coléoptère qui exerce depuis deux ou trois ans ses ravages dans les vergers de certaines régions de la vallée du Rhône, nous dûmes bientôt remarquer que notre littérature botanique ne contenait rien sur les Champignons *Ambrosia*; elle est, en outre, presque aussi muette sur la question mieux connue d'animaux cultivateurs de Champignons, tels que certaines fourmis et termites.

Nous pensons que la question des animaux champignonnistes qui se pose aux confins de deux sciences : la Botanique et la Zoologie, est assez intéressante pour justifier la façon dont nous avons traité le présent mémoire. Nous n'avons pas voulu, en effet, nous contenter d'exposer seulement les modestes résultats de nos recherches personnelles, mais nous les avons incorporés à l'ensemble des faits acquis de manière à présenter une mise au point de la question des Champignons dits *Ambrosia.*

Neger, Professeur à l'École royale forestière de Tharandt (Saxe), est le savant qui s'est le plus occupé de la question, aussi devons-nous dire, dès à présent, que nous lui avons fait de fréquents emprunts.

DÉFINITION

On a désigné sous le nom fantaisiste d'*Ambrosia* des Champignons qui tapissent les galeries que certains insectes, notamment les Bostrychides, creusent dans l'intérieur du bois, ou bien qui recouvrent la paroi interne de la cavité des galles que pro-

duisent des insectes tels que des *Asphondylia* (genre Cécidomie).

Le Champignon est vraisemblablement introduit par l'insecte; il se comporte comme s'il était cultivé par lui et sert, d'une façon avérée, à l'alimentation de la larve.

Il existe là une sorte d'association symbiotique entre un animal et un Champignon; l'association, il est vrai, se fait surtout au bénéfice du premier, toutefois le Champignon doit à l'animal d'avoir été placé dans des conditions exceptionnellement favorables à son développement.

L'existence des Champignons *Ambrosia*, ainsi définis, n'a donné lieu que tout récemment à des études approfondies; cependant le cas d'animaux champignonnistes n'est pas nouveau, il est bien connu chez les fourmis et les termites, sans parler de l'homme, d'ailleurs bien moins habile que ces derniers à obtenir, pour son alimentation, des cultures pures de Champignons.

A. Möller (32) (1) nous a révélé d'une façon remarquable les rapports qu'entretiennent certaines fourmis du Brésil avec des Champignons, qu'elles cultivent à l'état très pur pour s'en nourrir. Avec les débris des feuilles qu'elles coupent en menus morceaux, elles font des boulettes dont elles édifient des murs, véritables meules à Champignons, ce sont les « Pilzgärten » des Allemands. Möller accentue encore la comparaison avec les cultures de l'homme en désignant sous le nom de *Kohlrabihäufchen* (choux-fleurs en petit tas) les minuscules mamelons qui hérissent la surface de ces jardins. Holtermann a décrit semblable phénomène pour les Termites exotiques et l'on a constaté, en outre, qu'un Champignon, le *Leptosporium myrmecophilum* Fresenius, habite les nids de notre termite indigène, le *Lasius fuliginosus* Latr.

Ce dernier cas a pu être observé fréquemment en Europe; on a ainsi constaté que la présence du Champignon n'est pas un fait accidentel, mais au contraire constant et signalé par tous les observateurs, qui étaient cependant le plus souvent des entomologistes. En outre, la question a fait l'objet d'un

(1) Ces numéros renvoient à l'Index bibliographique placé à la fin du mémoire.

travail spécial de G. von Lagerheim (37) et Neger a retrouvé près de Tharandt (Saxe), dans un nid de *Lasius*, un Champignon identique à celui qu'ont décrit Fresenius, en Allemagne occidentale, et Lagerheim en Suède.

Il est certain que la liste des animaux champignonnistes n'est pas close et qu'elle s'étendra au fur et à mesure des recherches nouvelles effectuées dans cette direction.

Certains insectes utilisent aussi des Champignons pour leur alimentation, mais sans qu'il soit permis de dire qu'ils les cultivent; comme le fait observer Neger, ils profitent simplement de leur présence. Ils devront donc être rangés dans une catégorie bien distincte de ceux dont nous venons de parler. Ce sont, par exemple, des espèces de *Diplosis* (genre *Cecidomia*), notamment ceux qu'on a rangés dans le groupe des *Mycodiplosis*, lesquels se rencontrent régulièrement sur les « gazons de Champignons » que forment certains *Uredo*, *Peronospora* ou *Erysiphe*.

Il ne faut pas oublier que le mot *Ambrosia* ne désigne pas un genre nouveau de Champignons et que c'est simplement un terme commode pour distinguer un ensemble de Champignons adaptés à un même état spécial; il a, par exemple, au point de vue langage, la valeur du mot « nectar » qui désigne l'adaptation de certaines parties de la fleur à un rôle spécial, quelle que soit l'espèce à laquelle appartient la fleur,

Ce terme unique a l'avantage de souligner la remarquable convergence existant, par le fait d'adaptation à des circonstances analogues, entre des animaux très divers tels que les fourmis et termites, les Bostrychides et les mouches mycophiles des galles.

HISTORIQUE

Il semble que le premier observateur qui ait signalé l'existence d'un revêtement adventice des galeries de Bostrychides xylophages soit Schmidberger en 1836 (22) ; encore ne s'est-il pas douté de la nature mycotique de ce revêtement. Il écrivait à ce sujet les lignes suivantes : « La galerie est entièrement recouverte d'une substance blanche assez épaisse, qui apparaît comme une

sorte de croûte saline. Je considère celle-ci comme une sorte d'*Ambrosia* dont les larves (je l'ai vérifié) se nourrissent exclusivement... ; elle se laisse facilement réduire sous les doigts en une fine poussière fondant sur la langue, elle est pourtant sans saveur marquée ». On voit que, abusé par sa croyance en la nature saline de l'*Ambrosia*, Schmidberger avait cru constater qu'il fondait sur la langue ; il n'en est rien en réalité. Il pensait encore que cette « croûte saline » provenait de la sève se concrétant en une masse albuminoïde que consommait l'insecte.

Quoi qu'il en soit des idées erronées de Schmidberger, on a conservé le nom d'*Ambrosia* pour l'appliquer au revêtement mycotique qui tapisse les galeries des Scolytides et dont il est évident que se nourrit l'insecte. Neger a tout récemment étendu le nom aux formations analogues des galles d'*Asphondylia*.

Ratzeburg, dans la première édition de son célèbre Traité *Forstinsektenkunde*, rapporte d'une façon dubitative l'observation et l'explication de Schmidberger. Dans la deuxième édition, il propose une hypothèse nouvelle concernant la présence de l'*Ambrosia* dans les galeries : sous l'influence des sécrétions de la femelle, le suc de l'arbre aurait subi une fermentation alcoolique et pris, par le mélange avec la sciure de bois, une consistance solide.

C'est en 1844 que Th. Hartig (10) reconnaît que l'*Ambrosia* est constitué par un Champignon. Il le désigne sous le nom de *Monilia candida* à cause de la ressemblance des cellules globuleuses en séries, qu'il présente du côté de l'intérieur de la galerie, avec les spores en chapelets de cette espèce.

On a reconnu plus tard qu'il n'y avait là qu'une simple convergence de forme ; les cellules de l'*Ambrosia* ayant cette disposition en série ne sauraient être assimilées à des spores, car elles ne possèdent pas la faculté de germer isolément.

Hartig observe, comme on l'a fait constamment après lui, que les parois des galeries tapissées par le Champignon prennent au bout d'un certain temps une coloration brun noirâtre comme si l'on avait promené sur elles un fil métallique incandescent. Il pensa d'abord que cette coloration était due à un produit éliminé par la femelle, mais il reconnut plus tard qu'elle était le résultat du brunissement du mycélium.

Les *Ambrosia* ont été ultérieurement plusieurs fois figurés par des auteurs allemands tels que Göthe, 1895, mais sans qu'aucun n'établisse de données nouvelles relatives à la classification de ces Cryptogames.

Vers 1897, Hubbard (13) publie une importante étude concernant le mode de vie des Coléoptères à *Ambrosia* de l'Amérique du Nord, tandis que Neger, poursuivant en Allemagne depuis plusieurs années des recherches sur ce sujet, donne en 1908 et 1909 le mémoire le plus important qui ait été consacré à la question (19). La première partie de ce mémoire concerne les galles d'*Asphondylia*, et la deuxième, les galeries de Scolytides. La question de l'*Ambrosia* des galles est maintenant connue dans ses éléments essentiels ; on n'en peut dire autant de celle des Scolytides. Nos propres recherches, ajoutées a celles de nos prédécesseurs, ne nous ont pas permis encore d'élucider d'une façon parfaite la question de la position systématique du Champignon dans ce dernier cas.

I. — ÉTAT DE LA QUESTION DE L'AMBROSIA DES GALLES.

On ne connaissait, antérieurement aux travaux de Neger, qu'un très petit nombre de galles produites par des *Asphondylia* renfermant des Champignons constituant un revêtement interne de la paroi ; on les désignait sous le nom générique de « Zoomycocécidies ». Neger propose de leur attribuer le nom de « Galles à *Ambrosia* », nom qui a l'avantage de marquer l'analogie existant entre ce phénomène et celui de la présence de Champignons dans les galeries d'insectes xylophages et, par extension, dans les nids des fourmis et des termites. Ce terme *Ambrosia* implique que, par l'intermédiaire de l'insecte, le Champignon est placé dans un milieu approprié à son développement ; il y puise sa nourriture et, en retour, l'animal s'alimente de ce Champignon. Il se produit donc un commensalisme, qui est particulièrement profitable à l'insecte.

Plantes qui portent des galles a Ambrosia. — Les premières galles à *Ambrosia* qui aient été décrites seraient celles que Baccarini (1), 1893, a signalées sur les bourgeons floraux de *Capparis spinosa ;* elles sont provoquées par l'*Asphondylia Capparis*.

Les autres galles à *Ambrosia* signalées sont, d'après Neger, les suivantes :

Sur *Prunus myrobalana*, produites par *Asphondylia Prunorum* Watchl. d'après les observations de Trotter (5, 1900) ;

Sur des espèces de *Verbascum*, produites par *A. Verbasci* (Walliot) Schiner; sur *Scrophularia canina*, produites par *A. Scrophulariæ* Schiner (probablement identique à *A. Verbasci*). Le Champignon trouvé dans ces deux sortes de galles a été décrit par Baragli-Petrucci (2, 1905) ; ces galles ont été observées à nouveau par Neger, 1908, en quantité extraordinairement abondante sur la côte autrichienne.

Le *Coronilla Emerus* peut porter sur la tige des galles produites par *A. Coronillae*, elles renferment l'*Ambrosia*. Cette galle a été décrite par Löw à Miramar, près de Trieste; Neger l'a aussi observée en immense quantité dans le parc du château de Miramar et dans la région voisine.

D'après Neger, il est très vraisemblable que toutes les galles d'*Asphondylia* développées sur Papilionacées (*Genista*, *Cytisus*, *Sarothamnus*, *Lotus*, etc. contiennent un champignon. Il l'a constaté, outre les cas des espèces précédemment citées, pour les galles de la tige de *Sarothamnus scoparius* (produites par *A. tubicola*?) pour les galles du fruit de cette plante (*A. Mayeri* Liebel) ; pour les galles du fruit de *Genista tinctoria* et d'une espèce de Cytise. Cependant il ne paraît pas que toutes les galles d'*Asphondylia* renferment un revêtement mycotique. Neger a vainement recherché celui-ci sur les galles des fruits d'Ombellifères produites par *A. Umbellatorum*.

Neger considère que quatre questions se posent à l'esprit concernant la biologie des *Ambrosia* des galles et il s'efforce d'y répondre, comme nous allons le montrer dans les paragraphes suivants.

I. — Le champignon est-il un facteur nécessaire de la vie des insectes des galles ou bien sa présence constitue-t-elle un phénomène fortuit, peut-être même gênant pour le développement de la larve ?

Loin d'être nuisible, le Champignon paraît être nécessaire ou

tout au moins utile au développement de l'insecte. Cela résulte des observations suivantes de Neger :

Il a examiné des centaines de galles d'*Emerus* et de *Sarothamnus* ; elles présentaient, presque sans exceptions, le revêtement mycotique de la paroi interne, généralement bien développé, parfois même très puissant. Baragli constate le même phénomène sur les galles de *Verbascum*. Le mycélium recouvre exactement toute la surface de la paroi interne, de telle sorte que l'animal ne peut être directement en contact avec cette paroi; il ne saurait, par suite, puiser son aliment qu'aux dépens du Champignon lui-même.

Est-ce à dire que le Champignon soit indispensable à l'alimentation de la larve et celle-ci ne peut-elle, dans certains cas, trouver directement les aliments qui lui sont nécessaires dans les sucs des cellules de la paroi de la galle? Neger n'ose répondre d'une façon absolue. Il a constaté, chez des galles d'*Emerus*, où le Champignon était parcimonieusement réparti, que le développement de la larve était retardé, mais, d'autre part, dans des galles du fruit de *Sarothamnus*, où le Champignon ne recouvrait qu'une petite partie des chambres de larve, l'animal présentait cependant une apparence normale; enfin il a constaté encore un autre cas extrême où le Champignon se développait d'une façon tellement exubérante que l'insecte était asphyxié. Ce fait s'est produit dans quelques cas chez des galles d'*Emerus*.

Mais ces trois cas constituent de rares exceptions à la règle, que l'on peut énoncer ainsi : l'animal d'une galle poursuit son développement jusqu'à l'imago dans les meilleures conditions si la paroi intérieure de la galle est recouverte par le mycélium d'un Champignon.

L'examen cytologique de ces *Ambrosia* vient appuyer l'hypothèse de leur rôle dans l'alimentation de l'insecte. Neger n'a peut-être pas poussé assez loin cet examen, mais il est vraisemblable que leur constitution interne se rapproche de celle des cellules de l'*Ambrosia* de certains Scolytides, tels que le *Tomicus dispar*, comme se rapprochent aussi les caractères morphologiques; or nous avons constaté que les cellules globuleuses de celui-ci sont très riches en substances de réserve : glycogène, huile, corpuscules métachromatiques, etc. Le rôle

d'aliment paraît spécialement dévolu aux cellules globuleuses, bien plus qu'au mycélium. Nous avons vu que lesdites cellules n'ont pas la valeur de conidies comme l'avait cru Hartig; ensemencées elles ne donnent pas de germination, et pour réussir une culture il faut se servir d'une portion entière du revêtement de la galle ou de la galerie. Aussi longtemps que la larve est contrainte de s'alimenter, le Champignon est blanc et présente les cellules globuleuses en files dont nous avons parlé. A la fin du stade larvaire, vers l'époque de la métamorphose, les séries de cellules, d'après Neger, s'accroissent en s'amincissant en filaments mycéliens de couleur sombre et, avec le temps, toutes les parties du revêtement mycotique prennent cette teinte foncée.

Neger tire encore argument de la comparaison de ces galles avec celles qui ne présentent pas de champignon. Celles-ci offrent très souvent des poils internes et il semble juste d'admettre que les filaments du revêtement mycotique jouent le même rôle que ces poils. Dans d'autres cas, il est vrai, ces poils internes manquent, les animaux sucent alors les cellules épidermiques qui sont remplacées au fur et à mesure de leur destruction.

Neger se fonde sur le fait que l'*Ambrosia* semble assumer la suppléance des poils pour le comparer aux mycorhizes ectotrophes. De même que les filaments de Champignon croissant autour d'une racine empêchent le développement des poils absorbants et en remplissent le rôle, de même l'*Ambrosia* remplacerait les poils ou papilles internes de la galle, ces poils étant considérés ici comme servant à l'alimentation de larves d'insectes.

II. — Comment le champignon puise-t-il ses aliments dans les tissus de la galle?

Le processus est variable suivant les galles.

Neger constate que dans les galles de *Verbascum* le mycélium s'étend entre les ébauches des étamines (hypertrophiées mais restées à un stade embryonnaire), il s'adapte à celles-ci par un organe spécial, sorte d'épiderme ou couche absorbante très

mince, mais il ne pénètre pas dans les tissus, contrairement à la description de Baragli-Petrucci (*loc. cit.*).

Neger établit que, chez d'autres galles, les hyphes peuvent produire des suçoirs intercellulaires, tels sont les cas des galles de *Scrophularia* et celles des fruits de *Sarothamnus scoparius* (*Asphondylia Mayeri*); il en donne des figures (fig. 1).

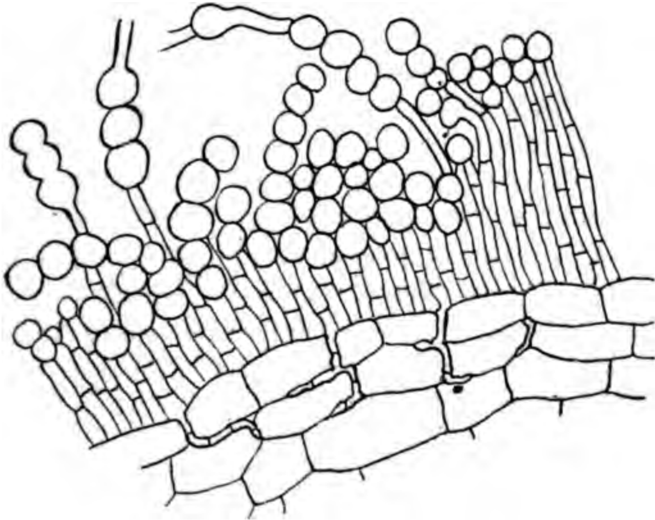


Fig. 1. — Aspect du Champignon dans la galle produite par *Asphondylia Mayeri* (d'après Neger).

Dans les premières l'*Ambrosia* comporte du côté de la cavité de la galle, les cellules globuleuses en chapelet précédemment décrites; du côté de la paroi il est constitué par des filaments mycéliens parallèles qui envoient dans les tissus de celle-ci des prolongements exactement intercellulaires pouvant atteindre, dans le cas extrême, jusqu'à la quatrième rangée de cellules.

Dans le cas du *Sarothamnus scoparius* les choses se passent d'une façon analogue, cependant il peut arriver que la couche de pseudo-parenchyme mycélien immédiatement en contact avec la paroi n'envoie pas de prolongements intercellulaires et se comporte comme une couche absorbante « *saugschicht* ».

Enfin dans les galles d'*Emerus* les suçoirs intercellulaires semblent faire complètement défaut ; en revanche la couche absorbante de pseudo-parenchyme est généralement fortement développée.

III. — Les champignons Ambrosias ont-ils constitués par une espèce déterminée, constante pour une même espèce de galle ? Quelle est la place, dans la systématique, des champignons dits Ambrosia ?

Ces questions, abordées par Baccarini (1), paraissent avoir été résolues par Neger (4).

On a pu se demander tout d'abord si l'*Ambrosia* ne provenait jamais que d'une seule et même espèce de Champignon. L'observation directe et la méthode des cultures pures montrèrent bientôt que l'on avait affaire à des espèces différentes suivant les cas ; les Champignons des Termites sont des Hyménomycètes (1), ceux des galles, nous le verrons, ont été rapportés par Neger à des *Funghi imperfecti* du genre *Macrophoma* et ceux des galeries des Bostrychides, moins bien connus d'ailleurs, proviennent d'espèces constantes pour les divers cas.

La faculté de former l'*Ambrosia* n'est donc pas un attribut d'un Champignon déterminé et unique, c'est une propriété commune à diverses espèces, capables de s'adapter à certaines conditions d'habitat très particulières.

a) *Galles d'Emerus.* — Neger est arrivé à démontrer que le Champignon de l'*Ambrosia* de ces galles est un *Macrophoma* à l'aide des observations et des expériences de culture suivantes :

1° Il prélève des portions du revêtement mycotique et les ensemence sur divers milieux nutritifs tels que gélatine nutritive, pain stérilisé, tige de *Coronilla emerus*. Dans beaucoup de cas le mycélium ne s'accroissait pas, mais dans d'autres la culture se développait. Comme cela se conçoit, elle était souvent souillée d'impuretés parmi lesquelles apparaissait fréquemment un *Hormodendron*. Dans les cas où la culture était pure on obtenait un mycélium d'abord incolore, plus tard vert grisâtre et finalement presque noir. Dans des conditions appropriées, ce mycélium

(1) Petch, à Ceylan, admet que le véritable Champignon des termitières est une Agaricinée, le *Volvaria arrhiza* B. et Br., fréquent, à l'état parfait, aux alentours des nids ; cependant il ne le démontre pas d'une façon certaine. Dans un intéressant travail, paru pendant l'impression de notre mémoire, MM. Jumelle et Perrier de la Bâthie (43) étudient les termitières du Boina, dans l'île de Madagascar ; ils n'ont jamais rencontré ces Hyménomycètes, mais ont observé, au contraire, la présence constante d'un *Xylaria*.

arrive à produire des pycnides. Lorsque ces dernières ont atteint leur maturité (ce qui ne se réalise pas toujours), elles contiennent des filaments basilaires, incolores, unicellulaires et courts portant des conidies qu'il est facile d'identifier aux conidies des *Macrophoma*.

2° Des galles fraîches sont placées dans du sable humide, après quelques semaines elles sont couvertes de pycnides de *Macrophoma*.

3° Neger a pu constater, en observant des galles restées en place, à Miramar, abandonnées depuis longtemps par l'animal, qu'elles étaient couvertes de points noirs que le microscope révèle comme étant des pycnides de *Macrophoma*.

4° Il existe exceptionnellement de telles pycnides sur les galles encore vertes et parfois même encore habitées.

Si elles se développent sur des galles mortes, les pycnides sont situées à peu près exclusivement du côté de la face extérieure de la paroi de la galle ; le mycélium doit donc traverser toute l'épaisseur des tissus déjà mortifiés pour venir former ses appareils reproducteurs.

Nous insistons sur ce fait que signale Neger, à savoir que les pycnides obtenues en milieu artificiel (et aussi sur tige stérilisée d'*Emerus*) restent fréquemment stériles, c'est-à-dire n'atteignent pas la maturité. Elles ne renferment alors aucune spore mais seulement un noyau blanchâtre peu différencié. On verra par la suite que nous avons constaté un fait analogue avec l'*Ambrosia* du *Tomicus dispar* qui nous a donné, dans les galeries mêmes, de nombreux conceptacles qui sont toujours restés stériles.

On pourrait se demander si ce *Macrophoma* des galles ne proviendrait pas d'un Champignon se trouvant habituellement sur le végétal. Neger démontre qu'il n'en est rien. C'est ainsi que l'on trouve abondamment sur les rameaux morts de *Coronilla Emerus* un *Phoma*, le *Ph. Coronillæ* West. dont les caractères sont nettement différents de ceux du *Macrophoma* des *Ambrosia* : chez le premier les pycnospores sont elliptiques ou allongées et arrondies aux extrémités, elles ont 8-12 et quelquefois 15 μ de long ; chez le second, elles sont terminées en pointe aux deux extrémités et leur longueur

atteint plus du double, soit 21-25 μ et parfois même 28 μ. On ne peut donc admettre qu'il s'agisse du même Champignon et Neger se croit bien fondé à faire une espèce nouvelle, qu'il désigne sous le nom de *Macrophoma Coronillæ Emeri* Neger. Cette espèce, adaptée à la vie symbiotique avec l'*Asphondylia Coronillæ*, ne se trouve que chez les galles de cet insecte.

Neger arrive, de la même façon, à déterminer que les *Ambrosia* des galles suivantes appartiennent au genre *Macrophoma* ;

b) Galles des fruits de *Sarothamnus scoparius* (*Asphondylia Mayeri*) ;

c) Galles des tiges de la même plante (*A. tubicola*) ;

d) Galles des boutons floraux de *Verbascum* (*A. Verbasci*) ;

e) Galles des boutons floraux de *Scrophularia canina* (*A. Scrophulariæ. = A. Verbasci ?*)

Résumé et conclusions des recherches faites sur les Ambrosia des galles.

Neger résume comme suit, surtout d'après ses recherches personnelles, les connaissances actuellement acquises sur les *Ambrosia* des galles :

1° La plupart des mouches de galles du genre *Asphondylia* se nourrissent d'une façon prépondérante ou exclusive d'un Champignon qui tapisse la paroi interne de la galle. Au point de vue morphologique, ce Champignon présente du côté de la cavité de la galle des séries de cellules globuleuses en chapelet qui rappellent absolument la disposition des *Ambrosia* des galeries que les Scolytides creusent dans le bois. Le rôle et la morphologie de ces Champignons autorisent à désigner sous le nom de « galles *Ambrosia* » les galles qu'ils habitent.

2° Le mycélium du Champignon se nourrit le plus souvent par des suçoirs intercellulaires ou par une couche absorbante spéciale de pseudo-parenchyme appliquée contre la face interne de la paroi de la galle.

3° Les Champignons des galles d'*Asphondylia* sont des espèces appartenant au genre *Macrophoma*. Les conceptacles ne se forment ordinairement pas du côté de la cavité mais vers la surface externe de la paroi de la galle. Ils se produisent, dans

la grande majorité des cas, seulement lorsque l'animal a abandonné la galle et alors que les tissus commencent à se mortifier.

4° Ces *Macrophoma* paraissent n'exister qu'en relation avec les galles où on les trouve et non à l'état libre. Ils ne sont pas identiques avec les autres espèces de *Phoma* très répandus sur les plantes hospitalières considérées.

5° Le Champignon semble vraisemblablement être apporté par la mère au moment de la ponte de l'œuf; il trouve dans l'intérieur de la galle des conditions très favorables de développement. A vrai dire la question de l'apport des germes du Champignon dans la galle n'est pas encore nettement éclaircie.

II. — LES AMBROSIA DES BOSTRYCHIDES.

Nous avons indiqué au commencement de ce mémoire comment fut interprétée, par les premiers observateurs, la présence du revêtement intérieur des galeries des insectes xylophages. Rappelons que Schmidberger (1836) le croyait constitué par un simple exsudat concrété provenant du bois lui-même; plus tard Hartig (1844) en reconnaît la nature mycotique, mais il faut arriver aux travaux récents de Hubbard (1897) et de Neger (1908-1909) pour trouver une étude approfondie de la question.

Nous avons pu nous-même, à l'occasion d'abondants matériaux d'arbres fruitiers infectés par le *Tomicus dispar* reçus de la vallée du Rhône, nous livrer à un assez long examen d'un des cas les plus typiques d'*Ambrosia* (1).



Fig. 2. — Le *Tomicus dispar* individu mâle. La longueur réelle est de 2 millimètres.



Fig. 3. — Individu femelle. Longueur réelle 3 millimètres.

Nous allons établir l'état actuel de nos connaissances sur les

(1) Nous ne reparlerons pas ici des caractères de la maladie elle-même, véritable fléau qui a fait périr par centaines les arbres fruitiers dans la vallée

Champignons *Ambrosia* des Insectes xylophages en nous servant surtout des travaux de Hubbard et Neger et en y adjoignant les résultats de nos propres observations.

On sait que les Coléoptères du groupe des Bostrychides, et particulièrement les *Bostrychus* (*Tomicus* ou *Xylelorus*) creusent des galeries dans le bois ou dans l'écorce des arbres afin d'y déposer leurs œufs. Ce sont les galeries qui se prolongent dans le corps ligneux dont les parois offrent le revêtement mycotique *Ambrosia.*

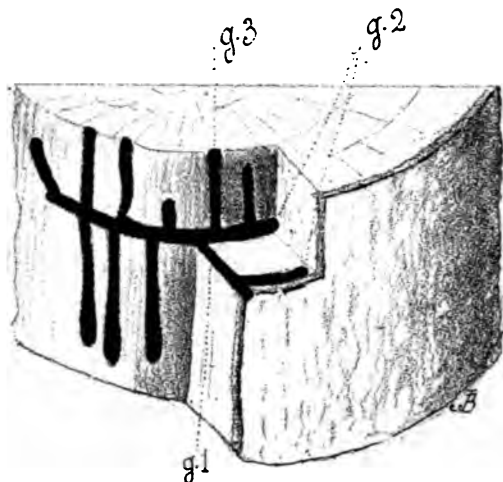


Fig. 4. — Schéma de la disposition des galeries creusées dans le bois par le *Tomicus dispar.*

On conçoit facilement que les insectes qui vivent dans le bois même aient plus besoin, que ceux qui se développent entre le bois et l'écorce, du concours d'un auxiliaire pour assurer leur alimentation. En effet, dans ce dernier cas, l'insecte est placé dans une région riche en sève et en substances alimentaires variées; li n'en est plus de même dans l'aubier où l'aliment est réparti avec parcimonie surtout au point de vue des albuminoïdes. Aussi le Champignon intervient-il très heureusement en drainant

du Rhône, notamment aux environs du Péage-de-Roussillon, et qui peut s'attaquer à un grand nombre d'arbres feuillus ou résineux. Nous avons rappelé ces caractères avec détails dans l'*Horticulture nouvelle*, Lyon, 1909 (7'). Nous donnerons seulement ici quelques figures : l'une (fig. 4) montre, d'une façon schématique, la disposition qu'affectent les galeries dans le bois, les chambres de ponte se trouvent aux extrémités des galeries formant les ramifications ultimes; la figure 5 est la représentation, en grandeur naturelle, des ravages causés dans un rameau de Pêcher; on remarquera que certaines galeries font le tour de la branche à la périphérie du bois dans les tissus les plus vitaux ; dans ce cas, la portion du végétal située au-dessus de cette sorte d'anneau est tuée net par arrêt de la circulation de la sève. La figure 6 met en évidence le revêtement blanc que forme le champignon à l'intérieur de la galerie.

autour de la galerie jusqu'à une certaine profondeur les substances alimentaires disponibles, et en les présentant aux larves de l'insecte sous la forme de ses propres éléments. Dans le cœur du bois, où l'aliment deviendrait par trop rare, les galeries ne pénètrent pas.

Certains insectes peuvent, il est vrai, s'alimenter aux dépens du bois lui-même sans l'intermédiaire d'un Champignon, mais ils sont adaptés à laisser passer dans leur corps une très grande quantité de bois broyé (Ex. : Anobies, Guêpes de bois ou Sirex) et arrivent ainsi à retenir l'aliment qui leur est nécessaire.

On peut rattacher à cette notion de la nécessité qu'éprouvent les insectes xylophages à *Ambrosia* de cultiver un Champignon qui assurera l'alimentation de leur descendance, l'instinct qu'ils possèdent de n'enfoncer leurs chambres d'incubation que dans du bois de plantes vivantes ou au moins fraîchement abattues, plus rarement dans des souches encore fraîches. En effet, c'est seulement dans ces conditions, et non dans le cas du bois sec d'un arbre mort ou abattu depuis longtemps, que le Champignon pourra trouver les aliments qui sont nécessaires à son développement et l'eau notamment.



Fig. 5. — Aspect des dégâts causés par le *Tomicus dispar* dans une branche de pêcher (grand. natur.).

Les cultures des Champignons par les animaux sont-elles des cultures pures ?

On remarque, chez tous les animaux adaptés à la nutrition par l'intermédiaire d'un Champignon (fourmis, termites, mouches à galles (*Asphondylia*), Bostrychides), une remarquable tendance à obtenir ce Champignon à l'état pur. Il existe cependant des différences suivant l'animal qui est l'artisan de cette culture.

Chez les uns le processus mis en œuvre réalise un haut degré de perfectionnement, chez les autres il donne des résultats moins parfaits et ne fait qu'approcher de la culture pure.

Chez les Termites le substratum qui servira à la culture est stérilisé par suite de la digestion qu'il a préalablement subie dans l'intérieur du corps de l'insecte ; seuls les germes du Champignon cultivé échappent à son action stérilisatrice. L'animal met donc inconsciemment en œuvre une « méthode sélective ». Les fourmis, les mouches des galles à *Ambrosia* et les Bostrychides arrivent à un résultat analogue d'une manière toute différente. En effet, les germes d'*Ambrosia* apportés par l'animal de l'habitat qu'il vient d'abandonner, sont déposés librement, en même temps que d'autres germes, dans l'intérieur de son habitation nouvelle. Dans le cas des galles et des galeries le substratum est naturellement pur, les germes divers pourront se développer, surtout dans les galeries du bois librement ouvertes à l'extérieur ; mais ceux de l'*Ambrosia*, spécialement adaptés, prendront vite l'avance sur les autres et se développeront bientôt presque exclusivement.



Fig. 6. — Une portion de galerie observée à la loupe : C, revêtement produit par un Champignon.

Principales espèces connues de Scolytides vivant en relation avec un Ambrosia.

Les principaux Scolytides « mangeurs de champignons » sont les trois suivants, dont le cas est signalé (sinon bien connu) depuis longtemps :

Le *Xyleborus dispar* (1) ; cet insecte s'attaque à des arbres vivants, souvent dépérissants, rarement abattus, ou à des souches encores fraîches. Sa diffusion est des plus considérables et il

(1) Nous décrivons avec détails ces insectes au point de vue mœurs et dégâts, dans notre livre *Le Bois*. Gauthier-Villars, Paris, 1905, p. 481-551.

attaque beaucoup d'essences feuillues : Chêne, Hêtre, Érable, Charme, Orme, Frêne, Platane, Châtaignier, etc., et aussi les arbres fruitiers tels que les Pêchers et Poiriers, etc. On l'a même signalé sur la Vigne ;

Le *Xyleborus lineatus* ; il ne perce jamais que du bois frais de résineux, par exemple le Sapin ou l'Épicéa, dans les entrepôts, scieries, chantiers, etc. ;

Le *Xyleborus domesticus* ; il ne perfore que des bois fraîchement abattus et évite toujours avec soin les régions où le bois est pourri. Il est exclusif aux feuillus, son essence préférée est le Hêtre ; il s'attaque à l'Aune, à l'Érable et parfois au Chêne.

Il existe peu d'observations, au point de vue que nous envisageons, sur les autres Bostrychides du bois :

Le *Platypus cylindriformis* est un insecte assez rare qui, d'après les observations de Strohmeyer (24), évite avec soin de faire passer ses galeries dans les régions du bois déjà contaminées, comme cet auteur l'avait antérieurement démontré pour le *X. domesticus*. C'est ainsi que le *Platypus cylindriformis* attaquant le Hêtre évitera le « faux-cœur » de cet arbre s'il existe ; or on sait que ce faux-cœur ou « cœur rouge » (1) a ses éléments envahis par le mycélium de divers Champignons ;

L'*Hylecœtus* (*Lymexylon*) *dermestoides* (ce Coléoptère n'appartient pas au groupe des Bostrychides) doit être rangé également dans la catégorie des insectes à *Ambrosia*, comme il résulte des observations de Strohmeyer (26) et Neger (19). Ces animaux évitent dans la disposition de leurs galeries les parties des souches d'arbres qu'attaque l'*Agaricus melleus* et les autres places de bois pourrissant ;

D'après Hubbard on trouve, dans les galeries du *Xyleborus Saxeseni* Ratz., un Champignon qui offre des filaments fructifiés dressés, plus ou moins ramifiés, et portant à leur extrémité des cellules renflées en boules auxquelles il attache la valeur de conidies. C'est une espèce très polyphage, attaquant les résineux : Épicéa, Pin sylvestre, Mélèze ; les feuillus : Chêne, Hêtre, Orme, Aune, Bouleau, Érable, Tilleul, Peuplier, et les frui-

(1) Nous traitons l'intéressante question du « cœur rouge du hêtre » dans notre livre *Les Bois Industriels*. Encycl. scientifique, O. Doin, 1910, p. 107.

tiers. Il aime les bois qui conservent encore leur sève et n'est d'ailleurs pas très fréquent.

On signale encore des Champignons dans des galeries d'autres insectes : *Cerambyx Scopoli*, *Tetrapium luridum* ; mais il reste à savoir dans quelle mesure ils peuvent servir au développement de l'animal.

La question du « bois bleu ».

On peut se demander s'il n'existe pas quelques rapports entre la question des Champignons *Ambrosia* et le phénomène de la production du « bois bleu » (1).

Il se manifeste dans les forêts du South Dakota, aux États-Unis, une singulière altération du bois du *Pinus ponderosa*, un des arbres qui donnent le *pitchpin*. Un Coléoptère Bostrychide, le *Dendroctonus ponderosæ*, perce l'écorce et creuse des galeries dans l'intérieur du bois ; ces galeries se tapissent bientôt d'un revêtement de champignon. Il y aurait lieu de rechercher, à la clarté des études récentes, si le Champignon est introduit par l'insecte ou si les spores pénètrent dans les galeries sans son intervention ; la question est intéressante au point de vue pratique comme au point de vue théorique. Quoi qu'il en soit, le Champignon ne se contente pas d'habiter les galeries et les régions circonvoisines ; dès que l'arbre est tué du fait de l'insecte, il envahit tout le corps ligneux qui prend, sous son influence, une belle teinte d'un bleu foncé. Le bois, dont les cellules sont bourrées de mycélium, est devenu plus compact, plus dur et plus résistant, il n'est pas plus sujet que le bois normal à la décomposition, à condition qu'il soit conservé bien sec (état que l'on obtient rapidement), et avec les précautions usuelles.

Cette altération s'est manifestée sur une immense quantité de bois dans l'État dont nous avons donné le nom.

D'après Schrenk, il existerait, concurremment au Champignon qui produit le bois bleu, un Champignon à cellules incolores qui resterait cantonné dans la galerie même et dans le voisinage immédiat et n'aurait aucun rapport avec le premier.

(1) Nous relatons l'histoire du « bois bleu » dans notre livre *Le Bois*. Gauthier-Villars, Encycl. industrielle. Paris, 1905, p. 424-441.

H. von Schrenk rapporte le Champignon du bois bleu au *Cerastomella pilifera*, mais si nous en jugeons par les recherches ultérieures, notamment celles de Neger, il se pourrait que ce ne soit pas là la véritable fructification de ce Champignon, mais une simple impureté existant dans les galeries. Les *Ceratostoma* ou *Cerastostomella* étant fréquents sur les arbres des forêts, peuvent facilement contaminer de leurs spores les parois des galeries, la question de l'identité spécifique du Champignon du bois bleu ne nous paraît donc pas tranchée avec certitude.

Rapports de l'Insecte et du Champignon.

Nous avons dit plus haut comment s'expliquait qu'un Insecte eût besoin du secours d'un Champignon drainant pour lui l'aliment lorsque vivant profondément dans le bois il ne saurait trouver, en un milieu aussi pauvre, en azote surtout, l'aliment qui lui est nécessaire. Nous ajouterons que nous avons souvent vu, à l'aide de la loupe, le corps ovoïde, blanc luisant des jeunes larves, reposant à même sur le duvet du Champignon. On conçoit mal qu'elles puissent se nourrir d'une autre substance que celle de ce duvet qui recouvre les galeries sans solution de continuité.

D'après Hubbard, le Champignon croît sur des particules qui ont dû passer par le canal digestif de l'animal. L'observation directe de l'état des galeries ne vérifie nullement cette [illegible] tion, nous avons toujours vu chez le *Tomicus dispar* que les filaments mycéliens pénètrent directement [illegible] au niveau des cavités des vaisseaux. L'explication d'Hubbard lui était sans doute suggérée par l'observation de [illegible] jardins de Champignons des termites [illegible] cas la végétation mycélique [illegible] tance qui a passé par le tube digestif de l'animal [illegible] de digestion opère une [illegible] éliminant tous les germes étrangers [illegible] produit habituellement la culture.

Il reste à savoir comment peuvent [illegible] ments de cette association [illegible] tous deux peuvent [illegible] perte de l'autre.

On peut se demander pourquoi le Champignon, par le fait de son développement, n'envahit pas la totalité des chambres de puppes et ne produit pas l'étouffement de l'Insecte. Suivant Hubbard, ce phénomène ne se produit pas parce que l'animal est à même d'endiguer, en quelque sorte, ce développement de telle façon qu'il n'y a jamais surproduction. Neger fait judicieusement remarquer que, s'il en était ainsi, les chambres de puppes vides, les galeries où l'Insecte est mort ou dont il s'est échappé, devraient être envahies complètement par l'*Ambrosia*; or il a observé des chambres de larve vides, du *Xyleborus lineatus*, où la végétation de l'*Ambrosia* était des plus chétives.

Il faut remarquer, à ce propos, que les cellules en chapelets de l'*Ambrosia* ne sont point l'homologue de conidies, Neger n'a jamais obtenu que des résultats négatifs en essayant de les faire germer sur différents milieux ; nous les avons nous-même ensemencées sur divers substratum (jus de pruneaux, liquide de Raulin, solution de dextrose, carotte, pomme de terre, etc.), en gouttelettes suspendues dans des cellules van Tieghem, sans plus de succès. Par conséquent il n'y a pas à craindre que ces cellules germant dans la cavité de la galerie ne viennent encombrer l'insecte par leur prolifération.

Nous croyons que le non envahissement par le Champignon de tout l'espace qui lui est offert peut s'expliquer simplement par ce fait qu'il possède normalement des dimensions qui ne comportent pas cet envahissement ; sa taille limite, du côté de l'espace libre des galeries, est compatible avec la libre circulation de l'Insecte. Ce fait a permis l'association de l'animal et du Champignon, sans quoi la sélection naturelle eût entraîné la disparition de l'un ou de l'autre.

Conditions présidant au développement des champignons Ambrosia dans les galeries. Comment ces conditions sont-elles favorables ?

Ces Champignons trouvent dans les galeries, outre un aliment suffisant, un substratum naturellement stérile et particulièrement bien aéré. En effet, non seulement l'air circule dans les galeries mais encore il existe dans les vaisseaux du bois où

s'enfoncera le mycélium. C'est là une condition essentielle dont Münch (16), dans ses intéressantes recherches sur l'immunité et la réceptivité des plantes ligneuses, a fait ressortir l'importance. Pour la plupart des parasites facultatifs et des Champignons qui habitent le bois une certaine quantité d'air est une condition de vie indispensable. Les parties de plantes qui présentent leur turgescence normale, c'est-à-dire qui sont plus ou moins gorgées d'eau, sont par cela même excellemment protégées contre lesdits Champignons.

La croissance des Champignons *Ambrosia* dépend de la présence de l'air au contact du substratum. Ces champignons sont aérobies, comme le démontre Neger à l'aide de diverses expériences.

Le mycélium floconneux du Champignon *Ambrosia* de *Xyleborus dispar*, obtenu sur gélatine, se comporte très différemment suivant qu'il s'enfonce dans le substratum ou qu'il s'élève dans l'atmosphère ; dans le second cas il se développe beaucoup plus rapidement que dans le premier.

Les insectes mettent à même les Champignons qu'ils cultivent, de satisfaire leur besoin d'oxygène grâce à l'aération de leurs galeries toujours maintenues libres de sciure. L'*Hylecœtus dermestoides*, qui n'a été signalé comme champignonniste que tout récemment, montre une frappante analogie avec les Bostrychides du bois quoique n'appartenant pas à ce groupe. Comme on le sait, il expulse chaque jour une quantité considérable de sciure en se servant pour cela d'un appendice postérieur disposé comme une sorte de pelle.

Les autres Insectes habitant le bois, qui ne se nourrissent pas de Champignon, n'écartent pas la sciure avec autant de soin (ex. *Anobium*) ; beaucoup, comme les *Sirex*, obturent au contraire leurs galeries par un bouchon compact situé vers l'extérieur de celles-là.

C'est sans doute cet écartement de la sciure qui permet l'introduction de germes étrangers à l'*Ambrosia* dont le développement vient rendre plus ou moins impur le « gazon » mycotique.

Enfin une certaine quantité d'eau est toujours nécessaire au développement des Champignons, c'est ce qui explique que

l'*Ambrosia* n'apparaisse que dans des bois frais ou récemment abattus et qu'il n'existe pas dans le bois de cœur.

Comment le champignon Ambrosia est-il apporté dans les galeries du bois?

La question de l'origine des gazons de Champignon ne paraît pas encore nettement éclaircie. Cependant une observation s'impose, à savoir que l'apport des germes n'est certainement pas livré au hasard.

Neger appuie cette assertion des observations suivantes :

1° La forme des cellules d'*Ambrosia* est, comme cela a été démontré de bonne heure (10), constante pour certains Bostriches, par exemple *Xyleborus lineatus* et *X. dispar* où les cellules sont disposées en files de *Monilia*, tandis qu'elles sont réunies en boules pédicellées chez le *X. Saxeseni*, comme l'a décrit Hubbard.

2° Dans une observation de Tredl, cet auteur trouve sur une coupe de tige de pommier des colonies de *X. dispar* et, à côté, des colonies de *X. Saxeseni*. L'*Ambrosia* de chacune des colonies avait les formes caractéristiques ci-dessus, ce qui serait peu compréhensible si l'introduction du champignon *Ambrosia* était abandonnée au hasard.

3° Chez le *X. lineatus*, Neger a recherché le point de départ de l'*Ambrosia*, dans la galerie maternelle, jusque vers l'orifice d'entrée de l'Insecte et a trouvé qu'il n'existe jamais dans le tube d'entrée une végétation de Champignon semblable à l'*Ambrosia*. Les séries de cellules en *Monilia* caractéristiques, se rencontrent à une certaine distance de l'entrée et proches des chambres de larves.

4° Les filaments mycéliens formés par le gazon *Ambrosia* dans l'intérieur du bois se trouvent toujours seulement dans le voisinage immédiat des galeries. Déjà, à une distance de quelques millimètres le bois est dépourvu de mycélium.

Toutes le raisons précédentes établissent surabondamment que ce n'est pas un Champignon quelconque qui s'installe dans les galeries pour former l'*Ambrosia*, mais une espèce déterminée, adaptée au commensalisme avec une espèce donnée de xylophage.

La question étant ainsi circonscrite, il nous reste à établir comment le germe dudit Champignon est apporté dans la galerie. Il est très vraisemblable que le germe est introduit par la femelle au moment de la ponte, mais de quelle manière?

Dès nos premières observations nous avons été frappé de ce fait que les femelles du *Tomicus dispar*, qui sortent des galeries, emportent entre les stries et les petites denticulations de leurs élytres, des cellules globuleuses de l'*Ambrosia*; il serait naturel de penser que ces cellules serviront à l'ensemencement. Nous savons cependant qu'elles n'ont pas la valeur de spores et ni Neger, ni nous-même n'avons pu réussir à les faire germer, ce qui peut faire fortement douter qu'elles aient un rôle dans la propagation de l'*Ambrosia*. Il est prudent cependant de faire observer, à ce propos, que les conditions réalisées dans l'intérieur des galeries sont assez spéciales pour permettre là ce qui ne s'est pas réalisé ici.

Neger, tout en faisant lui aussi cette objection, semble démontrer expérimentalement l'incapacité des cellules globuleuses à propager l'*Ambrosia*. Il transporte des femelles essaimantes de *Xyleborus lineatus* et *X. dispar* sur un substratum nutritif stérilisé et approprié, en flacons de Freudenreich. Dans aucun cas il n'obtenait de végétation de Champignon *Ambrosia*. Il se développait, par contre, sur le pain, par exemple, divers autres Champignons que l'on voit fréquemment accompagner l'*Ambrosia* dans les galeries; il se produisait notamment une assez grande quantité de petits amas blancs d'une espèce de levure.

Nous attirons l'attention sur cette dernière constatation de Neger, nous avons nous-même trouvé dans les galeries du bois que nous avons eu l'occasion d'étudier une levure de *Dematium* qui y paraissait constante. Nous verrons plus loin que si ce *Dematium* n'est sans doute pas l'*Ambrosia* même, il a du moins une importance notable.

Il reste encore la possibilité que les germes soient apportés dans l'intérieur du corps de l'Insecte.

Hubbard va particulièrement loin en admettant un acte conscient de la part de l'Insecte qui apporterait le mycélium sur une couche de sciure disposée avec soin, tandis que les excréments des larves serviraient de fumier.

MORPHOLOGIE DES CHAMPIGNONS AMBROSIA.

Dans le cas du *Tomicus dispar* que nous avons personnellement étudié, une coupe passant par une galerie montre les zones suivantes en allant de l'intérieur de la galerie vers le bois (Pl. I).

a) Les cellules globuleuses, incolores, disposées en chapelets ou séries dont la ressemblance avec le *Monilia candida* avait déjà frappé Hartig (Pl. I, fig. 2). Nous avons vu plus haut que ces cellules ne se comportent pas comme des spores et qu'on n'a pu réussir à les faire germer ;

b) Un stroma de filaments enchevêtrés d'un brun plus ou moins pâle ;

c) Un stroma plus compact à éléments à parois plus épaisses et d'un brun foncé (voir notamment Pl. III, fig. 1, et Pl. V, fig. 5). C'est dans cette partie profonde que nous avons vu se creuser des conceptacles qui sont restés vides ou n'ont montré qu'une masse hyaline contractée et indistincte. Des filaments brunâtres, et de moins en moins colorés à mesure qu'on les considère plus profondément situés dans le bois, s'enfoncent dans les vaisseaux surtout et quelquefois dans les cellules des rayons médullaires (voir notamment les planches I, III, fig. 1, et V, fig. 1). C'est à la présence de ces filaments bruns qu'est due la nuance sombre du bois que l'on observe au voisinage des galeries (fig. 5 et 6). Elle ne provient nullement d'une modification de la couleur des éléments du bois.

Exceptionnellement les cellules arrondies caractéristiques de l'*Ambrosia* pénètrent dans les vaisseaux (Pl. II, fig. 2).

Enfin nous avons constamment observé dans les matériaux (de même provenance) que nous avons étudiés, des cellules de levures situées dans la partie la plus profonde du stroma, entre lui et le bois ; elles pénètrent, en outre, dans les cavités des fibres et sont remplacées, dans les rayons, par des kystes. Il est à noter que lorsque l'on trouve des kystes dans les rayons on n'observe plus nulle part de levures et inversement. Nous insistons ailleurs sur la signification de ces levures et de ces kystes. (Pour les levures, voir les Pl. I, II (fig. 1) ; pour les kystes, Pl. III, fig. 1, et Pl. V, fig. 5).

Cette organisation se retrouve dans ses grandes lignes chez le *Tomicus lineatus*.

Nous pouvons donc faire une première catégorie d'*Ambrosia* caractérisés par des cellules arrondies, en file.

Dans d'autres cas, qui formeront, si l'on veut, une deuxième catégorie, les filaments mycéliens ne constituent pas de stroma, ils produisent simplement des ramifications courtes se dressant dans l'intérieur de la cavité et portant à leurs extrémités des cellules renflées en boules qu'Hubbard considère comme des conidies, ex. : *Xyleborus Saxeseni*. Nous pouvons placer dans ce groupe, d'après Neger, l'*Hylecœtus dermestoides*.

Hubbard estime que les *Ambrosia* du premier type répondent aux xylophages dont les chambres de ponte sont bien séparées et bien délimitées, tandis que ceux du second type sont propres aux Coléoptères dont les larves se trouvent dans une chambre commune, de forme irrégulière, qu'elles creusent et agrandissent en tous sens.

Étude du Dematium des galeries.

Nous venons de dire comment des cellules de levures existaient dans les galeries au-dessous du stroma ainsi que des kystes dans les rayons médullaires. Des cultures répétées en milieux variés nous ont permis d'attribuer ces formations à un *Dematium* voisin ou identique au *D. pullulans*.

Nous avons fait des ensemencements principalement sur carotte, pomme de terre, jus de pruneaux, liquide de Raulin, jus de courge gélosé, sol. de dextrose, etc.

Sur carotte nous obtenions un mycélium brun verdâtre constitué par des filaments toruleux à cellules irrégulièrement renflées et souvent très volumineuses (Pl. V, fig. 1). Au-dessous du mycélium se trouvaient des cellules-levures.

Sur jus de pruneaux, dextrose, Raulin, etc., se produisaient des formes levures et mycéliennes. Nous en avons figuré un assez grand nombre pour nous dispenser d'insister (Pl. IV). Elles présentent nettement les caractères morphologiques d'un *Dematium*. Signalons notamment : une série de formes fumagoïdes, des cellules s'isolant et se multiplant d'une façon scissi-

pare, etc. Les levures arrivent à se présenter (Pl. IV, fig. 10) avec des caractères identiques aux levures que nous avons observées directement dans les galeries; c'est le cas, par exemple, des vieilles cultures sur carottes après plusieurs reports.

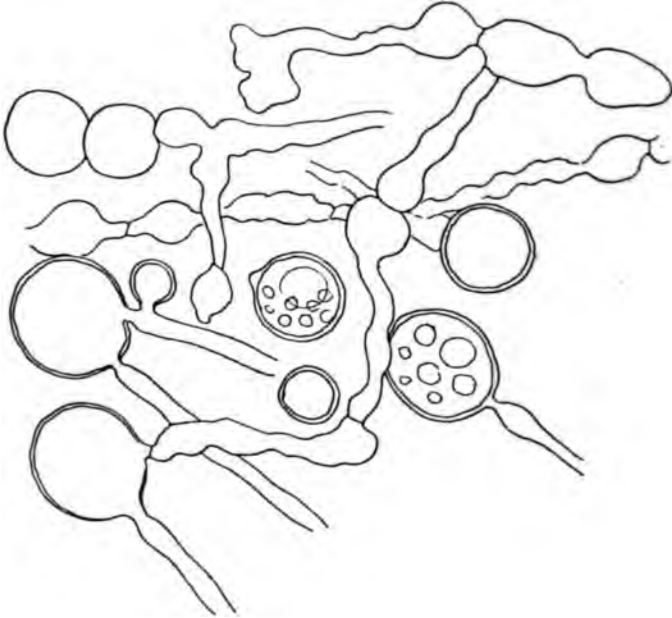


Fig. 7. — Culture sur jus de courge gélosé, ensemencée ensuite sur glucose. 1/100. Observée après cinq mois de végétation sur ce dernier milieu. (Oc. 6 et obj. im. 1/12, Zeiss.)

Ce *Dematium* arrive à produire des kystes identiques à ceux que l'on trouve dans les rayons médullaires du bois (Pl. IV, fig. 7). Ce fait vient étayer notre dire concernant l'identité spécifique des cellules-levures des galeries et des kystes des rayons. Ces kystes des rayons ont présenté parfois une division en deux ou trois cellules à l'intérieur de la membrane (Pl. III, fig. 3, k.) fait qui a été signalé chez les *Dematium*.

Tous ces faits et toutes ces formes sont absolument analogues à ceux qu'a décrits L. Planchon, d'une façon consciencieuse et détaillée, dans son travail sur « L'influence du milieu sur les Dématiées, 1900 », à propos du *Dematium pullulans*.

Les caractères cytologiques confirment l'identification que nous avons faite. En effet, des fragments mycéliens, obtenus sur jus de pruneaux, fixés à l'alcool et colorés au bleu Unna

avec régression au *glycerinäthermischung*, montrent les corpuscules métachromatiques souvent groupés dans de grandes vacuoles, et, dans les cellules levures, dans de petites vacuoles situées aux deux pôles (Pl. V, fig. 1). Des filaments fixés au formol ou au picroformol et colorés par la méthode de Heidenhain (hématoxyline au fer) ont montré qu'il y avait plusieurs noyaux dans chaque cellule (fig. 8). Ces noyaux comportent un karyosome fortement coloré entouré d'une zone claire. Tous ces caractères concordent avec ceux que Guillermond a constatés dans son étude cytologique d'un *Dematium* sp. (9).

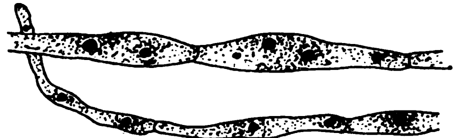


Fig. 8. — Filament de Champignon provenant des galeries du *Tomicus dispar*, coloré par l'hématoxyline au fer. On voit plusieurs noyaux par cellule. (Oc. c. 6, obj. im. 1/12, Zeiss.)

Nous avons donc établi, d'une façon qui ne nous semble pas douteuse, que dans les galeries du *Tomicus dispar*, par nous observées (cela est peut-être lié à la provenance de nos matériaux d'étude) existait d'une façon constante un *Dematium* qui s'y présente tantôt sous forme de levures placées sous le stroma, tantôt à l'état de kystes situés dans les cellules des rayons. Ce *Dematium* est si abondant que sa présence constitue un point important dans l'étude de la flore des galeries de *Tomicus*.

Il reste à savoir si ce *Dematium* constitue une simple impureté par rapport à un Champignon *Ambrosia* ou si c'est ce Champignon lui-même. Nous étudions plus loin cette question.

Position systématique des Champignons dits Ambrosia.

Si la question du mode d'introduction du Champignon *Ambrosia* dans les galeries n'est pas nettement élucidée, celle de sa place dans la classification paraît l'être moins encore. Neger a cependant patiemment poursuivi cette étude et nous l'avons abordée nous-même dans le cas du *Tomicus dispar*. Nous allons donner l'exposé de l'état actuel de la question en montrant sa complexité et en faisant ressortir les raisons qui rendent sa solution difficile à trouver.

Hubbard avait émis l'opinion que les Champignons des *Am-*

brosia sont des *Ceratostomella*, et Neger se rangeait à cette manière de voir lors de ses premières recherches, mais il l'abandonna complètement par la suite. Il reconnut en effet que si les *Ceratostomella* ne font à peu près jamais défaut (quant à nous, nous n'en avons, au contraire, jamais rencontré), ils n'ont rien à faire avec l'*Ambrosia* même.

La première opinion émise résultait des constatations suivantes :

Des portions de bois contenant du mycélium, et prélevées dans le voisinage immédiat des chambres de larves de *Xyleborus lineatus*, avaient été transportées sur un sol nutritif approprié (pain, gélatine, bois trempé dans la solution de Knop). Dans de nombreuses cultures il se développait des *Graphium* (forme secondaire des *Ceratostomella*) et des périthèces conformes à ceux que Münch (15) a décrits comme *Ceratostomella picea*. Dans les cultures faites de semblable manière avec l'*Ambrosia* du *Xyleborus dispar*, il obtenait, dans un grand nombre de cas, des *Ceratostomella* avec un bec très court ; les *Graphium* ne se formèrent pas chez cette espèce.

Dans les galeries de *X. domesticus* s'est montré encore un *Ceratostomella*, lequel était différent des deux autres espèces ; il ne s'est pas produit de périthèces mais seulement le *Graphium*.

L'apparition constante des *Ceratostomella* dans les cultures et dans les galeries était bien faite pour donner à penser que c'était là l'appareil fructifère de l'*Ambrosia*. Cependant Neger ne put jamais réussir à obtenir, en partant du mycélium de ces *Ceratostomella*, les formes caractéristiques de l'*Ambrosia*. Le résultat négatif de très nombreuses cultures lui fit abandonner sa première hypothèse, il fallait trouver ailleurs la solution du problème.

Il existe, en outre, suivant Neger, un caractère physiologique remarquable permettant de distinguer les deux Champignons *Ambrosia* et *Ceratostomella* lorsqu'ils sont à l'état de mycélium stérile. Les cultures pures du premier, sur pain ou gélatine nutritive, produisent une odeur très intense, voisine de celle de la fraise ou de l'ananas, évidemment attribuable à la production d'éthers de fruits. Les cultures de *Ceratostomella* sont sans odeur ou ne produisent qu'une très faible odeur de pourriture.

Neger conclut de son étude que les *Ceratostomella* ne sont que des impuretés du « gazon de Champignon » du *X. dispar* et aussi du *X. lineatus*.

En prélevant avec les précautions usuelles le Champignon dans les parties des galeries les plus récemment creusées, il arrive à obtenir des cultures exemptes de *Ceratostomella*, mais où apparaissent parfois (bien que rarement) des bactéries et des levures. Lorsque la culture est pure, il observe l'odeur caractéristique d'éthers de fruits.

L'*Ambrosia* du *X. lineatus* paraît très proche de celui du *X. dispar* sans qu'il y ait pourtant identité. Il produit aussi dans les cultures une odeur de fruits.

Nous ajouterons que, contrairement à ce qui s'est produit fréquemment dans les cultures réalisées par Neger et à ce qu'il a pu trouver par l'observation directe du Champignon dans les galeries, nous n'avons jamais rencontré de *Ceratostomella*. Ce fait confirme l'opinion de ce savant que ce dernier Champignon n'est qu'une impureté de l'*Ambrosia* ; les circonstances locales l'ont faite abondante chez lui tandis qu'elle faisait défaut chez nous. Par contre, nous avons constamment trouvé, non seulement dans nos cultures, mais dans les galeries et le bois même, des levures abondantes. Neger en a rencontré parfois, mais il ne parle pas du pullulement de ces organismes, sans doute parce que les milieux qu'il a employés (pain, pomme de terre, gélatine nutritive, bois arrosé de la solution de Knop) étaient peu favorables à leur végétation, à l'encontre de ceux dont nous avons fait le plus souvent usage : jus de pruneaux, carotte, etc.

Résultats donnés par la culture du Champignon Ambrosia du Xyleborus dispar.

Dans l'espoir d'obtenir des spores caractéristiques permettant d'établir la position systématique de cet *Ambrosia*, Neger a cultivé le Champignon du *Xyleborus dispar* sur des substratum très divers. Cependant ces expériences, poursuivies pendant toute une année, sont toujours sans résultats. Il ne s'est produit que les deux formes de croissance suivantes :

1° Le mycélium. Il se développe dans les solutions nutritives, dans ce cas la partie immergée croît lentement ; sur gélatine nutritive il pousse très vite à la surface. Il se cultive encore sur pain, pomme de terre, bois (trempé dans la solution de Knop ou dans une solution de dextrose), etc.

Il est d'abord incolore, puis gris verdâtre (à ce stade l'odeur de fruit est fortement marquée), et enfin brun foncé noirâtre ;

2° L'*Ambrosia*, c' st-à-dire des séries parallèles de cellules vésiculeuses, formant une masse dense conforme de tous points à l'*Ambrosia* naturel.

Les cellules de cet *Ambrosia* sont excessivement riches en glycogène (nous avons vérifié ce fait et constaté aussi dans l'*Ambrosia* la présence de nombreuses gouttelettes d'huile) ; on semble fondé à admettre que ces cellules possèdent une valeur nutritive pour le développement de l'insecte.

Les conditions d'apparition de l'*Ambrosia* paraissent être surtout l'épuisement du substratum nutritif. Sur un sol fortement nutritif tel que le pain, gélatine nutritive, pomme de terre, etc., le mycélium se formera d'abord. C'est seulement lorsqu'il aura atteint une certaine épaisseur et pris une teinte brune qu'apparaîtront de petites masses d'*Ambrosia* ; sur bois trempé de solution de Knop la formation d'*Ambrosia* est bien plus belle.

Du bois de tilleul ou de chêne frais constituent un substratum particulièrement favorable pour l'obtention d'une grande quantité d'*Ambrosia*. Sur l'aubier de chêne le Champignon croît particulièrement bien (même sans sol. de Knop) ; sur le cœur, au contraire, s'il se produit un mycélium aérien, il n'apparaît pas de masses d'*Ambrosia*, il manque vraisemblablement ici, ajoute Neger, les hydrates de carbone utiles. Sur des bois résineux le champignon du *T. dispar* produit un mycélium aérien prépondérant et seulement d'une façon exceptionnelle la forme *Ambrosia*. Si le mycélium croît immergé dans une solution nutritive il n'arrivera à donner les cellules en files de l'*Ambrosia* que s'il peut atteindre la surface du liquide. L'accès de l'air paraît donc nécessaire à la production des coussinets *Ambrosia*.

Neger a obtenu par la culture de l'*Ambrosia* du *Xyleborus*

lineatus des résultats tout à fait analogues à ceux que donnait le *X. dispar*.

Conclusions concernant la position systématique des Champignons Ambrosia de Tomicus dispar et de Tomicus lineatus.

Comme on l'a vu, il ne ressort rien de précis des travaux de Neger à ce point de vue. Il ne s'est produit dans ses cultures aucune de ces formes caractéristiques qui permettent d'assigner à un Champignon une place définitive dans la classification : ni formes conidiennes, ni périthèces. A peine peut-on retenir ce fait que l'*Ambrosia* présente dans les cultures, d'après ce savant, une odeur caractéristique.

Il ne faut pas, nous l'avons vu, assimiler comme l'avait fait Hartig d'après une analogie de forme, ce Champignon aux *Monilia*.

Neger a une tendance à opérer un rapprochement entre ces Champignons et les *Endomyces*; c'est du moins, pense-t-il, une hypothèse qu'il est permis d'envisager. En effet, ces organismes, dont les substratum naturels sont des souches d'arbres (*E. Magnusii*, *E. vernalis*) ou de vieux Champignons à chapeau (*E. decipiens*), forment ordinairement dans les solutions nutritives un mycélium fortement ramifié, dont les extrémités se disjoignent en oidies. Tous les *Endomyces* développent — autant qu'elles ont été étudiées à ce sujet — en solution nutritive un « bouquet » très caractéristique de pommes cuites. On retrouve des caractères analogues chez les *Ambrosia* en question.

Jusqu'à présent cette hypothèse ne doit être considérée que comme une simple suggestion.

Les faits que nous avons acquis nous-même, loin de solutionner le problème, semblent le rendre encore plus confus et plus difficile.

Le fait nouveau que nous apportons est la présence constante d'une levure dans les galeries. Cette levure existe généralement dans la partie profonde du stroma attenant à la paroi ligneuse (Pl. I) et supportant, du côté de l'intérieur de la galerie, les files en chapelet de l'*Ambrosia*. Quand les cellules levures manquent nous avons toujours trouvé dans les cellules des rayons médul-

laires des cellules arrondies brunes, à parois épaisses, véritables kystes (Pl. III, fig. 1, et pl. V, fig. 5). Nous les considérons comme des formes enkystées du Champignon qui donne la levure. Les deux formes ne semblent pas coexister, elles paraissent répondre à une adaptation à des conditions de vie différentes dans les deux cas. Nous verrons tout à l'heure pourquoi nous pensons que ces deux formes correspondent à deux états distincts d'un seul et même Champignon.

Outre le Champignon levure, nous trouvons un stroma plus foncé dont les filaments s'enfoncent du côté du bois dans les vaisseaux et plus rarement dans les rayons médullaires. Ce stroma produit du côté de la cavité de la galerie les cellules globuleuses en files caractéristiques de l'*Ambrosia* (Pl. I, II, III et V).

Le stroma, au bout de plusieurs semaines (alors que les échantillons de rameaux de pêchers que nous étudions se désséchaient) se creusait de cavités (Pl. I, II et III) analogues à celles qui précèdent la formation des pycnides et des périthèces. Nous espérions que ces formes d'appareils reproducteurs allaient se produire et nous permettre d'établir l'identité spécifique du Champignon *Ambrosia*, il n'en a rien été ; après quatre ou cinq mois ces cavités ou « conceptacles » sont restés vides et immatures.

Par comparaison avec les faits que Neger a décrits dans le cas des *Ambrosia* des galles, on peut se demander si l'*Ambrosia* des xylophages, que nous étudions ici, n'est pas un *Macrophoma*. En effet ces deux *Ambrosia* d'origine différente présentent de grandes similitudes de caractères morphologiques (voir par exemple le cas des galles de *Sarothamnus* (fig. 1) et, de plus, les conceptacles pycnidiens des galles avortent souvent, demeurant dans l'état des cavités que nous signalons dans le stroma des *Ambrosia* de xylophages ; ces dernières pourraient donc bien être des conceptables stériles de *Macrophoma*.

On peut formuler une autre hypothèse qui nous paraît d'ailleurs moins vraisemblable que la précédente.

La coexistence des deux formes : stroma à conceptacles avec cellules d'*Ambrosia* d'une part, cellules levures d'autre part, porte à se demander si elles ne répondent pas à des états diffé-

rents d'une seule et même espèce. Dans le but de vérifier cette hypothèse nous avons fait des cultures en milieux très variés, mais nous n'avons pu malheureusement arriver à ensemencer isolément la forme *Ambrosia* proprement dite et la forme levure, voici pourquoi. Les cellules en chapelet, nous l'avons vu, sont incapables de germer; isolées elle brunissent et meurent, elles ne permettent donc pas d'obtenir des cultures; quant au stroma sous-jacent, il nous a été impossible de le prélever sans être certain de ne pas entraîner les cellules levures qui y adhèrent par la face inférieure.

Ces ensemencements nous ont donné les formes *Dematium* que nous avons décrites p. 55 et figurées Pl. IV.

Rarement apparaissait la forme *Ambrosia* avec cellules en files. Cependant sur carotte nous avons obtenu des filaments toruleux d'un brun verdâtre entre lesquels s'élevaient au bout de plusieurs semaines des mamelons hémisphériques blancs (Pl. III, fig. 2 et 3) constitués par des masses stromatiques supportant des rangées de cellules arrondies identiques à celles des galeries. Au-dessous du mycélium se trouvaient des végétations en levure de *Dematium*.

Les faits qui pourraient militer en faveur de l'hypothèse de la continuité du *Dematium* et de l'*Ambrosia* sont les suivants (aucun n'est d'ailleurs absolument probant) :

1° Leur présence simultanée et constante dans les galeries. On peut objecter qu'il peut y avoir là deux espèces vivant côte à côte et que la constance du phénomène s'explique parce que les matériaux que nous avons examinés provenaient tous d'une même origine;

2° Certaines de nos cultures, telles que celles sur carotte dont nous avons parlé un peu plus haut, ont produit en des points localisés la forme *Ambrosia* proprement dite émergeant de formes *Dematium*. Mais on peut ne voir là que le fait du développement simultané de deux Champignons dont l'un se développant plus lentement que l'autre, parce qu'il est placé dans des conditions moins favorables au point de vue de la concurrence vitale, n'arrive que tardivement à se faire jour à l'extérieur de la culture;

3° L'existence de formes conceptacles se produisant dans le

stroma n'est pas en contradiction avec les possibilités de développement d'un *Dematium*. On a signalé chez ceux-ci la production de cavités, sortes de conceptacles qui, comme dans notre cas, n'évoluent pas;

4° Les *Dematium* peuvent, dans certaines conditions, produire des filaments placés parallèlement les uns aux autres, dont les cellules s'arrondissent comme celles des files de l'*Ambrosia* (fig. 9). Cependant, dans le cas du *Dematium*, ces cellules sont brunes, tandis que celles de l'*Ambrosia* sont blanches et ne brunissent que lorsque le Champignon est placé dans de mauvaises conditions et dépérit.

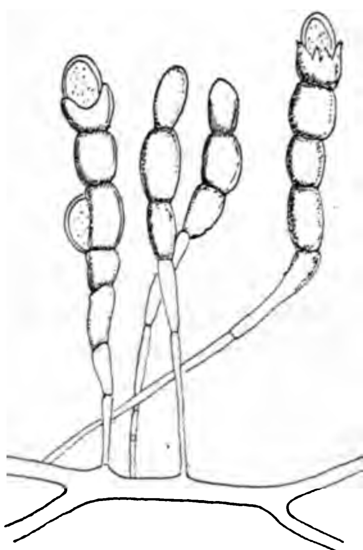


Fig. 9. — Culture du *Dematium pullulans* sur éponge imprégnée d'acétate de sodium (d'après L. Planchon [21], Pl. IV, fig. 16).

Ajoutons que si cette hypothèse n'a pas été envisagée par Neger, qui cependant signale à plusieurs reprises l'existence de levures dans les galeries et les cultures, c'est peut-être que les milieux de culture dont il s'est servi étaient peu favorables à la végétation en *Dematium*. Nous répétons d'ailleurs que nous n'indiquons le rapprochement de l'*Ambrosia* et du *Dematium* que comme une hypothèse d'une réalité fort douteuse.

On peut enfin admettre, avec Neger, que les *Ambrosia* ont perdu la faculté de produire leurs appareils fructifères caractéristiques par suite d'une adaptation très ancienne à des conditions de vie tout à fait spéciales. Il se passerait là un fait analogue à celui de la simplification, de la dégradatien que subissent certains organismes, tels que ceux de la fermentation, que l'homme cultive depuis les temps les plus reculés; les espèces ne peuvent plus guère être distinguées qu'à l'aide de caractères physiologiques. Cependant, dans un cas spécial, Neger pense pouvoir soutenir que c'est une espèce d'*Endomyces* qui joue le rôle d'*Ambrosia*. C'est le suivant :

Champignon Ambrosia de l'Hylecœtus dermestoides (*Limexylon*).

L'*Ambrosia* des galeries de cet insecte, décrit par Neger, se présente avec des caractères nettement différents de celui des galeries des *Tomicus dispar* et *lineatus*. Aux extrémités de ramifications courtes et trapues se trouvent des Chlamydospores globuleuses, le plus souvent solitaires (fig. 10) ; elles tapissent

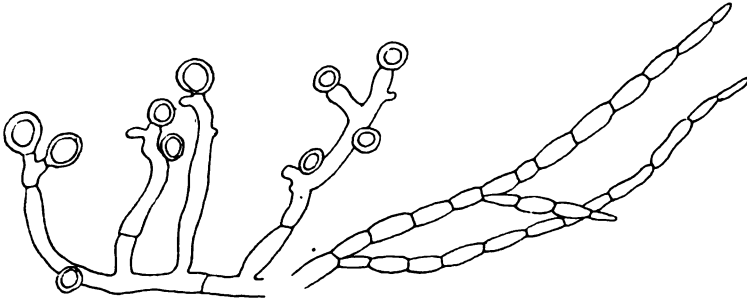


Fig. 10. — Champignon Ambrosia de *Hylecœtus dermestoides* produisant d'une part des chlamydospores et, d'autre part, divisant ses filaments d'une façon qui rappelle les oidium (gross. 150). (D'après Neger).

ainsi, sous une très faible épaisseur, la paroi de la cavité des galeries et servent, vraisemblablement, à l'alimentation des larves.

L'*Hylecœtus dermestoides* perce aussi bien les bois feuillus que les résineux et paraît transporter partout avec lui son Champignon adapté ; du moins Neger a toujours trouvé le même Champignon dans les bois feuillus ou résineux attaqués par cet insecte.

La culture du Champignon réussit très facilement si on transporte sur un substratum approprié une portion de bois contenant du mycélium et provenant des régions avoisinant une galerie. Les cultures sont cependant fréquemment rendues impures par les appareils fructifères d'un *Ceratostomella* possédant des conidies globuleuses jaunâtres et non blanches comme dans les autres cas.

L'*Ambrosia* de l'*Hylecœtus* croît bien sur pain, bois, solutions nutritives diverses, gélatine nutritive. Il se développe d'autant mieux que l'accès de l'air est rendu plus facile, le mycélium est alors fort épais (jusqu'à 10 μ de diamètre), le protoplasme est granuleux et riche en vacuoles.

Il se produit dans les cultures une ramification en arc retourné en arrière comme une sorte de vrille que Neger considère comme très caractéristique et qu'il compare aux boucles que Lindner a décrites chez l'*Endomyces fibuliger*. Il n'a jamais pu constater l'existence de communication s'établissant entre les contenus des cellules du rameau et de l'hyphe principal qui arrivent en contact.

Sur gélatine nutritive, ou dans les solutions, il ne se produit généralement pas de spores. Neger a observé, dans quelques cas, que dans la solution nutritive dextrose, à une température élevée (30°), l'extrémité du mycélium se désarticule en sortes d'oïdies (fig. 10), mais dont il n'a pas observé la disjonction. Les spores caractéristiques, identiques à celles que l'on trouve dans les galeries, se produisent si le mycélium, fortement nourri (sur solution nutritive à la dextrose), est transporté sur un substratum nutritif peu favorable tel que la pomme de terre; elles ont apparu aussi parfois sur pain. Lorsque ces spores se produisent abondamment leur masse apparaît blanche et comme caséeuse et rappelle alors beaucoup l'aspect de l'*Ambrosia* du *Tomicus dispar*. Neger n'a pas pu jusqu'ici observer la germination de ces spores (qui sont vraisemblablement des spores durables).

Dans toutes les cultures, et en particulier dans celles obtenues sur solution de dextrose, il se produit un remarquable bouquet rappelant l'odeur des pommes cuites.

Le produit de la distillation du liquide de culture, additionné d'iode et de potasse, dégage une odeur d'iodoforme en même temps que se produit un précipité jaunâtre. Quoique la réaction de l'iodoforme ne prouve pas d'une façon exclusive la présence de l'alcool éthylique Neger pense qu'il peut être vraisemblable d'admettre que le Champignon possède la faculté de faire fermenter le dextrose en alcool.

Neger trouve dans l'examen des caractères précédents des raisons suffisantes pour admettre qu'on a affaire à un *Endomyces*. Il n'a cependant pu réussir à trouver des ascospores. Quant à l'examen cytologique, il ne saurait être d'aucun secours pour définir le genre *Endomyces*, attendu que ces caractères sont variables : Chez l'*Endomyces decipiens* les cellules (mycélium,

laires. Ces kystes correspondent à un état particulier du Champignon qui produit la levure, comme nous a permis de l'établir la méthode des cultures pures.

Les cultures nous ont montré que les cellules levures appartiennent à un *Dematium*. Celui-ci n'est peut-être qu'une simple impureté de l'*Ambrosia*, mais son abondance et sa fréquence le rend intéressant presque au même titre que ce dernier.

2° Le stroma s'est creusé, après quelques mois, de très nombreuses cavités ressemblant à des conceptacles, mais ils n'ont évolué ni en pycnides, ni en périthèces; après plus de cinq mois ils étaient encore vides.

En culture sur milieux artificiels nous avons obtenu à la fois les formes de l'*Ambrosia* proprement dit et le *Dematium*. Nous avons établi avec détail les raisons qui pourraient militer en faveur de l'hypothèse que *Ambrosia* et *Dematium* constituent un même Champignon ; toutefois l'explication suivante nous paraît moins sujette à caution :

Les *Ambrosia* de certaines galles présentent avec ceux des galeries du *Tomicus dispar* de grandes similitudes au point de vue morphologique ; c'est ainsi qu'existent, dans les deux cas, du côté de la cavité, les mêmes files de cellules globuleuses en chapelet. Neger a en outre montré que l'*Ambrosia* des *Asphondylia* produit des conceptacles qui tantôt restent vides et immatures, tantôt évoluent en pycnides de *Macrophoma*. Étant donnés ces faits il nous semble que l'on puisse admettre, par analogie, que les conceptacles restés vides, que nous avons vu se former en grande quantité dans le stroma de l'*Ambrosia* du *Tomicus dispar*, sont des pycnides non évolués d'un *Macrophoma* et que cet *Ambrosia* doit être rattaché au genre en question de *Funghi imperfecti*. Une longue adaptation à des conditions de vie, tout à fait spéciales a pu faire perdre au Champignon la faculté de mener à évolution complète ses appareils reproducteurs.

Les figures et planches que nous donnons à la suite de ce mémoire apportent une contribution nouvelle à la connaissance des caractères du Champignon *Ambrosia* des galeries du *Tomicus dispar*.

à *Ambrosia* creusent leurs galeries seulement dans le bois assez frais et dans l'aubier, car, dans ces conditions seulement le Champignon trouvera l'eau et les aliments nécessaires à son développement. Il rencontre encore dans les galeries une circonstance très favorable : l'aération utile à ses exigences d'aérobie. Cette aération a, d'autre part, pour conséquence d'entraîner une contamination assez fréquente du « gazon de Champignon » par des « mauvaises herbes », autrement dit des impuretés diverses dont les plus répandues sont des *Ceratostomella* (Hubbard, Neger) et des formes levures (Neger et nous-même). On peut dire, malgré cela, que ces « cultures » des galeries de Scolytides, établies sur le milieu naturellement stérile qu'est l'intérieur du bois, constituent des cultures pures. Il est remarquable, à ce propos, que l'insecte ne fait jamais traverser à ses galeries une région où le bois est préalablement altéré ou contaminé.

Certaines questions importantes que comporte cette étude ne sont pas encore nettement éclaircies, ce sont notamment les deux suivantes :

1° De quelle façon les Champignons des *Ambrosia* sont-ils ensemencés dans les galeries ; 2° quelle est leur identité spécifique?

En ce qui concerne la deuxième question, Neger rapporte l'*Ambrosia* de l'*Hylecœtus dermestoides* à un *Endomyces Hylecœti* Neger ; mais, de son propre aveu, cette identification reste douteuse.

Les Champignons des galeries des *Xyleborus dispar* et *lineatus* peuvent être aisément cultivés. Ils sont très voisins l'un de l'autre, sans être identiques, d'après Neger qui n'a pu obtenir de formes caractéristiques permettant de les classer.

Nous avons nous-même cultivé assez longtemps l'*Ambrosia* du *X. dispar* sans être plus heureux. Néanmoins nous avons obtenu quelques faits nouveaux :

1° Nous avons trouvé sous le stroma qui supporte les cellules en files caractéristiques de l'*Ambrosia*, entre lui et le bois, des massifs de cellules levures. Ces levures étaient constantes dans nos échantillons, provenant tous, il est vrai, d'une même origine. Lorsqu'elles faisaient défaut nous trouvions toujours alors des sortes de kystes arrondis dans les cellules des rayons médul-

laires. Ces kystes correspondent à un état particulier du Champignon qui produit la levure, comme nous a permis de l'établir la méthode des cultures pures.

Les cultures nous ont montré que les cellules levures appartiennent à un *Dematium*. Celui-ci n'est peut-être qu'une simple impureté de l'*Ambrosia*, mais son abondance et sa fréquence le rend intéressant presque au même titre que ce dernier.

2° Le stroma s'est creusé, après quelques mois, de très nombreuses cavités ressemblant à des conceptacles, mais ils n'ont évolué ni en pycnides, ni en périthèces; après plus de cinq mois ils étaient encore vides.

En culture sur milieux artificiels nous avons obtenu à la fois les formes de l'*Ambrosia* proprement dit et le *Dematium*. Nous avons établi avec détail les raisons qui pourraient militer en faveur de l'hypothèse que *Ambrosia* et *Dematium* constituent un même Champignon ; toutefois l'explication suivante nous paraît moins sujette à caution :

Les *Ambrosia* de certaines galles présentent avec ceux des galeries du *Tomicus dispar* de grandes similitudes au point de vue morphologique ; c'est ainsi qu'existent, dans les deux cas, du côté de la cavité, les mêmes files de cellules globuleuses en chapelet. Neger a en outre montré que l'*Ambrosia* des *Asphondylia* produit des conceptacles qui tantôt restent vides et immatures, tantôt évoluent en pycnides de *Macrophoma*. Étant donnés ces faits il nous semble que l'on puisse admettre, par analogie, que les conceptacles restés vides, que nous avons vu se former en grande quantité dans le stroma de l'*Ambrosia* du *Tomicus dispar*, sont des pycnides non évolués d'un *Macrophoma* et que cet *Ambrosia* doit être rattaché au genre en question de *Funghi imperfecti*. Une longue adaptation à des conditions de vie, tout à fait spéciales a pu faire perdre au Champignon la faculté de mener à évolution complète ses appareils reproducteurs.

Les figures et planches que nous donnons à la suite de ce mémoire apportent une contribution nouvelle à la connaissance des caractères du Champignon *Ambrosia* des galeries du *Tomicus dispar*.

BIBLIOGRAPHIE

I. — Ambrosia des Galles (1).

1. Baccarini, Sopra un curioso cecidio della *Capparis Spinosa*. *Malpighia*, vol. VII, 1893.
2. Baragli-Petrucci, Il micozoocecidio del *Verbascum*. *Nuove giornale bot. ital.* (N. série), vol. XII, 1905.
3. Holtermann, Pilzbauende Termiten. *Schwendener Festschrift*, 1899.
4. Neger (F.-W.), Ambrosiapilze. *Bericht. d. deutsch. Bot. Gesellsch.*, 1908, Bd XXVI, a. p. 735-754.
5. Trotter, Entomocecidii della flora italia. *Nuove giornale bot. ital.*, nuova série, vol. VIII, 1900.

II. — Ambrosia des galeries de Xylophages.

6. Beauverie (J.), Le Bois, Gauthier-Villars, édit. Paris, 1905.
7. Id., Les Bois industriels, O. Doin, édit. Paris, 1910.
7'. Id., Sur une maladie des pêchers dans la vallée du Rhône. *L'Horticulture nouvelle*. Lyon, 1909.
8. Brefeld, Untersuchungen aus dem Gesamtgebiet der Mycologie, Heft IX, 1891.
9. Guilliermond (Al.), Recherches cytologiques sur les levures et quelques moisissures à formes levures. Lyon, 1902.
10. Hartig (Th.), Ambrosia des Bostrychus dispar. *Allgem. Forst-und Jagdzeitung*, *XIII*, 1844, S. 73.
11. Hedgcock (G.), Studies upon some chromogenic fungi which discolor wood. *17 Report Miss. Bot Garden*, 1906.
12. Höhnel (F. von), Fragmente zur Mycologie Mitt. V. *Sitzungsber. Kais. Akad. Wiss. Wien*. Bd CXVII, Abt. I. 1908.
13. Hubbard (H.-C.), The Ambrosia beetles of the united states U. S. *Departement of agriculture, division of entomology*, 1897.
14. Lindner (P.), Endomyces fibuliger n. sp., ein neuer Gärungspilz und Erzeuger der sog. Kreidekrankheit. des Brotes. *Wochenschrift f. Brauerei*. Bd XXIV, 1907, S. 469-474.
15. Münch, Die Blaufaule des Nadelholzes. *Naturw. Zeitschr. f. Land-und Forstwirtschaft* Bd V u. VII, 1907 u. 1908.
16. Id., Untersuchungen über Immunität und Krankheitsempfänglichkeit der Holzpflanzen, Ebenda. Bd VII, 1909.
17. Neger (F.-W.), Die pilzzüchtenden Bostrychiden. *Naturw. Zeitschr. für Forst-und Landwirtschaft*, 6 Jahrg., 1908, p. 274-280.
18. Id., Die Pilzkulturen der Nutzholzborkenkäfer. *Centralb. f. Bact. u. Paras Kunde*. Abt. II, Bd XX, 1908, S. 279.
19. Id., Ambrosiapilze. *Berichte d. Deutschen Bot. Ges.* Bd XXVI a, 1908, S. 735-755 et Bd XXVII, 1909, S. 372-389.
20. Id., Die reaktion der Wirtpflanze auf den Angriff des *Xyleborus dispar*. *Naturw. Zeitschr. f. Forst-und Landw.*, 1909, S. 407-413.

(1) D'après Neger.

21. Planchon (L.), Influence de divers milieux chimiques sur quelques champignons du groupe des Dématiées. *Ann. des Soc. nat. bot.* Paris, 1900.
22. Schmidberger, Über *Bostrychus dispar* in *Kollar. Naturgeschichte d. schadlichen Insekten in Beziehung auf Landwirtschaft und Forstkultur. Wien*, 1837.
23. Schrenk (H. von), The « bluing and the » red rot of the western yellow-pine, with special reference to the blackhills forest reserve. *U. S. départm. of agriculture, Bureau of plant industry*, 1903.
24. Strohmeyer, *Platypus* var. ? *cylindriformis* Reitt. in Rotbuche. Naturw-*Z. f. Land-und Forstw.* Bd V, 1907, S. 170.
25. Id., Die Form der Frassfigur des Xyloterus domesticus im Eichenstammholz. *Ebenda*, S. 173.
26. Id., Über die Lebensweise und Schädlichkeit des *Hylecoetus dermestoides* L. *Ebenda*, S. 513.

Les fourmis et termites champignonnistes (1).

27. Brandt, Arch. f. Anat. u. Phys. *Phys. Abt.*, 1882.
28. Belt, Naturaliste in Nicaragua, London, 1874.
29. Schimper, Wechselbeziehungen zw. Pflanzen u. Ameisen, 1888.
30. Warburg, Biol. Centralb., 1892.
31. Ludwig, Lehrbuch der niederen Kryptogamen, 1892.
31'. Id., Lehrbuch der Biologie der Pflanzen, Stuttgart, 1895, s. 406-421.
32. Möller (A.), Die Pilzgärten einiger südamerikanischer Ameisen. Iena, 1893.
33. Fairchild et Cook, Science, 1898.
34. Holtermann, Festschrift für Schwendener, 1899.
35. Costantin, La nature tropicale. *Biblioth. Sc. intern.* Paris, 1899.
36. Raciborski, Flora, 1900, S. 87.
37. Lagerheim (v.), Ueber Lasius fuliginosus Latr. und seine Pilzzucht. *Entomologisktidskrift*, 1900.
38. Warming, Widenssk. Meddel. *Nat. Foren i Kobhva*, 1893.
39. Morteo, Malpighia, vol. XVIII, 1904.
40. Rettig, Beihefte bot. Zentralb. 17, 1904.
41. Ule, Englers Jahrb, 37, 1905 und Flora 94, 1905. Ders (Ameisengärten), in Karsten und Schenck, « Vegetationsbilder », 4, Reihe, Heft 1, 1906 u. *Naturw. Wochenschr. N. F.* 5, 1906.
42. Petch (T.), The Fungi of certain Termite nests. *Annals Royal Bot. Gardens Peradenyia* vol. III, pt. 2, 1906.
43. Jumelle (H.) et Perrier de la Bathie, Termites champignonnistes et Champignons des termitières à Madagascar. *Rev. gén. de Bot.*, t. 22, p. 30-64, 14 janvier 1910.

(1) Nous croyons qu'il peut être intéressant de donner ces quelques notes bibliographiques quoiqu'elles ne se rapportent pas directement au sujet que nous traitons.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

Fig. 1. — Dessin demi-schématique d'une coupe longitudinale tangentielle d'une tige de Pêcher, passant par une galerie de *Tomicus dispar* et montrant le champignon *Ambrosia*. — A, cellules en chapelet de l'*Ambrosia*; B, stroma jaune brun; C, conceptacles? entourés d'une zone de stroma plus compact encore et de nuance plus foncée que le précédent; L, cellules de levures pénétrant parfois dans les éléments du bois. — Le bois comprend des vaisseaux V, des fibres F et des rayons médullaires R.M (ils sont uni- ou bisériés).

Fig. 2. — Portion plus grossie de la coupe représentée dans la figure 1 (Oc. c. 6, obj. im. 1/12 Zeiss).

PLANCHE II

Fig. 1. — Coupe longitudinale tangentielle d'une portion de bois de Pêcher traversée par une galerie de *Tomicus dispar*. — On voit de nombreuses cellules de levures situées au-dessous du stroma dans les cellules des rayons médullaires et même dans la cavité des fibres (Oc. c. 6, obj. im. 1/12 Zeiss).

Fig. 2. — Coupe longitudinale tangentielle de bois de Pêcher passant par une galerie de *Tomicus dispar*. — Les cellules arrondies de l'*Ambrosia* envahissent l'extrémité des vaisseaux. — A et A', cellules arrondies de l'*Ambrosia*, M, mycélium; S, stroma; V, vaisseaux; F, fibres; R. M, rayons médullaires. — On remarque que, dans les rayons, se trouvent des levures et pas de kystes (Oc. c. 6, obj. im. 1/12 Zeiss).

PLANCHE III

Fig. 1. — Coupe longitudinale radiale d'une tige de Pêcher passant par une galerie de *Tomicus dispar*. — A, cellules en chapelet du Champignon *Ambrosia*; S, stroma; C, conceptacle; C', conceptable. La coupe a passé tangentiellement au conceptable sans entamer la cavité. — *Bois* : V, vaisseaux; F, fibres; R. M, rayons médullaires. Dans le bois même on trouve : dans les vaisseaux, du mycélium, dans les cellules des rayons du stroma au voisinage du bord de la cavité (S') et des kystes K. Dans le kyste K' la division s'est effectuée à l'intérieur de la cuticule. Il existe des kystes, mais pas de cellules levures (Oc. 6, obj. D, Zeiss).

Fig. 2 et 3. — Cultures anciennes (plus d'un mois et demi), sur carotte en tubes de Roux). — A, mamelons recouverts par la forme du Champignon *Ambrosia*, que l'on trouve tapissant habituellement l'intérieur des galeries de *Tomicus*. En G et I, ces mamelons vus à la loupe et sectionnés : la zone blanche occupant le pourtour correspond aux cellules arrondies, disposées en files, de l'*Ambrosia*; D, l'eau qui se trouve au fond du tube a pris une teinte d'un rose brunâtre.

PLANCHE IV

Formes *Dematium* obtenues dans les cultures sur divers milieux ensemencés avec une portion du « gazon » mycotique formant revêtement des galeries du *Tomicus dispar*.

1. — Sur jus de pruneaux. Au bout de quelques jours il apparaît à la surface du liquide des ilots blancs dus à des agglomérations de sporidies levures.

2. — Sur liquide de Raulin.

3 à 6. — Sur jus de pruneaux : 5, formes levures; 6, formes fumagoïdes.

7. — Sur jus de pruneaux. Formation de nombreux kystes K, comparables à ceux que l'on trouve dans les rayons médullaires.

8 et 9. — Le Champignon qui a donné sur jus de pruneaux les formes figurées en 1 et 3-6, a été ensemencé sur carotte. On obtient des cellules levures et des filaments qui se désarticulent très facilement (8).

10. — Sur glucose 1/100, après plusieurs mois. Le Champignon forme au fond du flacon d'Erlenmayer, comme une sorte de revêtement brun noirâtre. Il est constitué surtout par de grosses cellules brun foncé avec une sorte de cuticule très finement denticulée. (Oc. c. 6, Obj. im. 1/12, Zeiss.).

PLANCHE V

Fig. 1. — Sur jus de pruneaux. Fixation à l'alcool, coloration au bleu de toluidine. Le protoplasma est coloré en bleu et les corpuscules métachromatiques en rouge. Les caractères morphologiques et les caractères cytologiques sont ceux d'un *Dematium*.

Fig. 2. — Mycélium d'une vieille culture sur carotte. L'ensemencement a été fait par prélèvement dans l'intérieur d'une galerie. Coloration au bleu crésyl. On voit dans l'intérieur des filaments d'énormes corpuscules métachromatiques.

Fig. 3. — Gouttelettes d'huile mises en évidence par la teinture d'orcanette acétique (formule de Guignard) dans les cellules du Champignon *Ambrosia* des galeries.

Fig. 4. — Champignon des galeries de *Tomicus* cultivé sur carotte. Jeune culture.

Fig. 5. — Portion de rayon médullaire au voisinage d'une galerie. — A, files de cellules en chapelet du Champignon *Ambrosia*; S, stroma; K, kystes. Il n'y a pas de cellules de levure. Le Champignon n'a pas été coloré artificiellement et présente ici sa teinte naturelle (Oc. c. 6, obj. im. 1/12, Zeiss).

DÉTERMINATION
DES INTENSITÉS LUMINEUSES OPTIMA
POUR LES VÉGÉTAUX
AUX DIVERS STADES DU DÉVELOPPEMENT

Par Raoul COMBES

INTRODUCTION

La lumière joue un rôle considérable dans le développement des végétaux. Certains organismes inférieurs peuvent se développer à l'obscurité complète, mais tous les végétaux pourvus de chlorophylle et empruntant l'anhydride carbonique de l'air pour élaborer les composés carbonés qui les constituent, exigent une certaine quantité de lumière pour vivre et se développer.

En dehors du rôle qu'elle joue dans le phénomène de synthèse chlorophyllienne, l'énergie lumineuse intervient encore dans le développement des plantes en agissant sur la croissance et sur la forme des différents organes; cette action ne se fait pas sentir seulement sur les végétaux verts, mais d'une manière générale sur tous les représentants du règne végétal.

Les recherches entreprises sur les plantes pourvues de chlorophylle ont mis en évidence des différences profondes dans la manière dont les diverses espèces se comportent en présence de la lumière.

Depuis John Ray, qui fit les premières observations sur les modifications apportées par les éclairements faibles dans le développement des végétaux, de nombreux auteurs s'intéressèrent à cette question, et montrèrent qu'en présence d'une même intensité lumineuse faible, certaines espèces s'étiolent,

tandis que d'autres se développent à peu près normalement.

On sait, d'autre part, que les différentes espèces végétales ne réagissent pas de la même manière en présence des forts éclairements. Chaque plante meurt quand la lumière atteint une certaine intensité maxima qui varie avec les espèces. Tandis que cette intensité ne peut être atteinte dans la nature pour les plantes qui se développent normalement en plein soleil, elle peut l'être au contraire pour certaines plantes d'ombre, qui meurent au bout d'un temps plus ou moins long lorsqu'elles sont soumises à la lumière solaire directe.

Ces faits ont été mis en évidence par les nombreux auteurs qui ont étudié l'action mortelle de la lumière; les recherches entreprises sur le développement des plantes dans des conditions où l'intensité lumineuse atteint ou avoisine l'éclairement qui leur est le plus favorable ont été beaucoup moins nombreuses. L'assimilation chlorophyllienne a été le phénomène le mieux étudié à ce point de vue.

On sait qu'il existe, pour une plante déterminée, un éclairement auquel la décomposition de l'anhydride carbonique de l'air atteint son intensité maxima, l'assimilation devenant plus faible lorsque l'éclairement est augmenté ou diminué. On a ainsi été conduit à admettre l'existence, pour une plante déterminée, d'un *optimum d'éclairement* pour l'assimilation chlorophyllienne.

Mais nous possédons peu de renseignements précis sur les modifications du développement général des plantes, de leur croissance en poids et en volume, de leur morphologie, lorsqu'elles sont soumises à des intensités lumineuses voisines de leur éclairement optimum ou égales à cet éclairement.

C'est dans le but d'étudier cette question du développement des végétaux au voisinage de leur optimum d'éclairement que j'ai entrepris les recherches dont je vais exposer ici les résultats.

Les différents points sur lesquels a porté cette étude sont : la détermination expérimentale de l'optimum lumineux pour la croissance ; pour le développement général; pour la production de substance fraîche ; pour la production de substance sèche. J'ai également étudié l'influence des intensités lumineuses uti-

lisées dans mes expériences, sur la morphologie et sur la teneur en eau des différentes plantes considérées.

Cette étude a porté sur des espèces végétales différentes. Pour chaque espèce la détermination des optima lumineux a été effectuée à divers stades du développement.

Ce travail a été fait au Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau et au Laboratoire de Botanique de la Sorbonne.

Je suis heureux de pouvoir exprimer à M. le professeur Gaston Bonnier, Directeur de ces deux laboratoires, ma bien vive reconnaissance pour les précieux conseils qu'il n'a cessé de me prodiguer pendant tout le cours de mes recherches.

I. — *HISTORIQUE.*

Les premières observations qui aient été faites relativement à l'influence de la lumière sur le développement des plantes, remontent à John Ray (1). Cet auteur décrivit les caractères les plus apparents d'étiolement et montra les relations qui existent entre la couleur et l'éclairement.

Les premières recherches expérimentales sur cette question furent entreprises en 1754 par Ch. Bonnet (2).

Depuis cette époque, une quantité considérable de travaux ont été publiés sur l'influence exercée par la lumière sur le développement des plantes.

Le sujet de mes recherches ayant été nettement limité à la détermination des optima lumineux et à l'étude de leurs variations au cours du développement chez différentes espèces végétales, je ne rappellerai donc ici que les travaux principaux qui se rapportent plus ou moins directement à ce sujet.

Formation de la chlorophylle. — De nombreux auteurs se sont occupés de la formation de la chlorophylle à l'obscurité et à des lumières d'intensités différentes, mais les notions les plus précises que nous possédions sur cette question, et plus spécialement sur l'optimum d'éclairement pour la formation du pig-

(1) J. Ray, *Historia Plantarum*, I, 15 ; 1686.
(2) Ch. Bonnet, *Usage des feuilles*, p. 254 ; 1754.

ment vert, résultent des recherches de Lubimenko (1). Cet auteur a mesuré la quantité de chlorophylle formée chez des plantules développées à des éclairements graduellement décroissants à partir de celui de la lumière solaire normale. D'une manière générale, la quantité de chlorophylle est plus grande à une lumière atténuée qu'à la lumière solaire directe. Chez le *Picea excelsa*, cette augmentation va jusqu'à la dernière limite d'affaiblissement de la lumière que l'auteur ait pu réaliser. Dans tous les autres cas, la production du pigment augmente à mesure que la lumière diminue, passe par un maximum, puis s'affaiblit peu à peu pendant que la lumière continue à diminuer.

Lubimenko conclut de ses recherches que pour la formation de la chlorophylle, il existe un éclairement optimum dont l'intensité est inférieure à celle de la lumière solaire directe. Cet optimum lumineux est différent pour les diverses espèces : pour une même plante, il varie suivant la température.

Assimilation chlorophyllienne. — Garreau (2) a montré que la décomposition de l'anhydride carbonique par les organes verts est possible, non seulement à la lumière solaire directe, mais aussi à une faible lumière diffuse, par un temps pluvieux.

Plus tard, Wolkoff (3) a étudié l'influence de l'intensité lumineuse sur l'assimilation, en opérant sur des plantes aquatiques, par la méthode du calcul des bulles de gaz. Il employait des éclairements de trois intensités différentes, la plus forte étant inférieure à celle de la lumière solaire directe. Wolkoff a conclu de ses recherches qu'il existe une proportionnalité entre les dégagements gazeux et les intensités lumineuses. Il est toutefois nécessaire de faire remarquer que la vitesse de dégagement des bulles de gaz ne rend pas compte exactement de l'énergie assimilatrice.

En opérant sur le *Ceratophyllum demersum* et en utilisant comme source lumineuse, la flamme d'une bougie, Van

(1) W. Lubimenko, Observations sur la production de la chlorophylle chez les végétaux supérieurs aux différentes intensités lumineuses (*C. R. A. S.* 1907).
(2) Garreau *Ann. des Sc. nat. Botanique*, 3e série, t. XVI, p. 283, 1851.
(3) Wolkoff (*Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik*, V, p. 1-30, 1866-67).

Tieghem (1) a constaté que la rapidité de dégagement des bulles de gaz croît porportionnellement à l'intensité de l'éclairement. Ces résultats confirmaient donc les conclusions de Wolkoff.

Vers la même époque, Boussingault (2) rechercha quel était le minimum d'éclairement pour l'assimilation. Il conclut de ses expériences que la décomposition du gaz carbonique cesse à la fin du jour, immédiatement après le coucher du soleil. Boussingault n'a pas étudié séparément l'assimilation et la respiration, et ce qu'il considère comme limite de l'assimilation ne correspond pas à la cessation de ce phénomène, mais à une assimilation assez faible pour que la quantité de gaz carbonique absorbée soit égale à celle du même gaz dégagé par la respiration.

Les résultats obtenus par Boussingault présentent toutefois un grand intérêt, et montrent au moins que la prépondérance de la décomposition de l'anhydride carbonique dans l'assimilation sur sa mise en liberté dans le phénomène respiratoire cesse avant que l'obscurité soit complète. C'est ainsi qu'au crépuscule, immédiatement après le coucher du soleil, les feuilles du Laurier-rose n'empruntent plus d'anhydride carbonique à l'atmosphère.

Müller (3) fit intervenir dans l'étude de l'assimilation, l'emploi d'intensités lumineuses plus fortes que celle de la lumière solaire. Il opérait dans une chambre noire où il exposait les éprouvettes contenant des morceaux de feuilles au cône de rayons divergents obtenu à l'aide d'une lentille biconvexe. Il conclut de ses recherches que l'énergie assimilatrice n'augmente pas proportionnellement au carré de l'intensité de la lumière.

Prianischnikoff (4) obtenait des intensités lumineuses différentes en interposant, entre la lumière solaire directe et ses eudiomètres contenant des feuilles, un nombre variable de couches de papier blanc ordinaire ; l'auteur ne mesurait pas la respiration. Par cette méthode, il put également mettre en évidence que la décomposition de l'anhydride carbonique devient plus faible quand l'intensité de la lumière diminue. Les feuilles

(1) Van Tieghem, *C. R. A. S.*, t. 69, pp. 482 et 531, 1869.
(2) Boussingault, *Ann. des Sc. nat. Botanique*, 5e série, t. X, p. 335, 1869.
(3) Müller, *Botanische Untersuchungen*, t. I, pp. 5-7, 1872.
(4) Prianischnikoff, *Trav. Soc. nat. de Saint-Pétersbourg*, t. VIII, pp. 18-19, 1877.

de *Typha latifolia* assimilaient plus énergiquement sous les rayons directs du soleil qu'à la lumière affaiblie par une couche de papier.

Famintzine (1) utilisa, dans ses recherches, la même technique que Prianischnikoff ; il opérait sur des plantes placées dans un mélange de gaz (*Chamædorea elatior*) et sur des espèces vivant dans l'eau (*Bambusa arundinacea*, *Elodea canadensis*, *Chamædorea graminifolia* et divers *Calamagrostis*).

Les résultats qu'il obtint dans une première série d'expériences ont montré que l'assimilation est plus faible à la lumière solaire directe qu'à la lumière atténuée par une couche de papier fin ; dans les appareils recouverts par deux couches de ce papier, elle était à peu près la même que dans celui qui n'était protégé que par une seule ; enfin, elle était plus faible dans les tubes qui se trouvaient protégés par quatre couches de papier.

Dans une seconde série d'expériences, Famintzine employa, comme source lumineuse, une lampe à gaz produisant une intensité de cinquante bougies. Les tubes contenant les feuilles étaient placés à des distances différentes de la source lumineuse. L'auteur constata que l'énergie de décomposition de l'anhydride carbonique diminuait à mesure que la distance entre la lampe et les feuilles augmentait ; près de la lampe, l'assimilation était trois fois moins forte qu'à la lumière solaire directe.

Famintzine conclut de ses recherches que, pour les plantes sur lesquelles il a opéré, à l'exception du *Calamagrostis*, il existe un optimum lumineux pour la décomposition du gaz carbonique. Pour le *Calamagrostis*, l'énergie assimilatrice croît continuellement avec l'intensité lumineuse, tout au moins pour ce qui concerne les éclairements dont l'intensité ne dépasse pas celle de la radiation solaire directe. L'auteur expliquait l'existence de l'optimum lumineux par la modification de la forme et par le mouvement des chloroplastes sous l'influence des rayons solaires.

C'est donc dans les travaux de Famintzine que nous trouvons, pour la première fois, la preuve de l'existence d'un optimum lumineux pour l'assimilation chlorophyllienne.

(1) Famintzine, *Bull. de l'Acad. sc. de Saint-Pétersbourg*, t. X, pp. 401-426, 1880.

Reinke (1) étudia les échanges gazeux photochlorophylliens en employant la méthode qui consiste à compter les bulles de gaz dégagées pendant un temps déterminé ; il opérait sur l'*Elodea canadensis* et utilisait, comme source lumineuse, la radiation solaire. A l'aide d'un héliostat et d'une lentille biconvexe, il obtenait un faisceau lumineux qu'il recevait dans une chambre noire ; les plantes contenues dans des éprouvettes, étant placées à des distances variables de la lentille, se trouvaient soumises à des éclairements différents. La lumière solaire directe étant prise comme unité, les intensités lumineuses employées par Reinke étaient égales à 1/16, 1/8, 1/4, 1/2, 1, 2/1, 4/1, 8/1, 16/1 ; une grande lentille lui permit même de réaliser des éclairements correspondant à 36, 64, 100, et 1000 fois celui de la lumière solaire directe. Reinke a trouvé que pour l'*Elodea* le dégagement des bulles de gaz commençait à l'intensité 1/16, augmentait avec l'éclairement, atteignait son maximum quand cet éclairement était voisin de celui de la lumière solaire directe (optimum), restait ensuite constant pendant que l'accroissement de l'intensité lumineuse continuait, et diminuait enfin lorsque l'éclairement dépassait une certaine valeur (maxima). Ces résultats confirmaient complètement les conclusions de Famintzine.

Kreusler (2), en étudiant l'influence de l'humidité et de la concentration du gaz carbonique dans l'atmosphère, sur l'énergie assimilatrice, fit quelques observations sur le rôle joué dans ce phénomène par l'intensité de l'éclairement. Il opérait le plus souvent avec la lumière de l'arc voltaïque et pouvait ainsi obtenir un éclairement maximum de 1000 bougies. Les plantes étaient placées dans des vases traversés par un courant d'air chargé d'une quantité connue de gaz carbonique ; la diminution ou l'augmentation de ce gaz était évaluée par pesée après l'expé-

(1) J. Reinke, *Bot. Ztg*, t. XLI, pp. 697, 713, 732, 1883.

(2) Kreusler, Ueber eine Methode zur Beobachtung der Assimilation und Atmung der Pflanzen und über einige diese Vorgänge beinflussende Momente. (*Landwirthschaftliche Jahrbücher*, t. XIV, 1885, pp. 913-965).

Id., Beobachtungen über die Kohlensaüre-Aufnahme und Ausgabe (Assimilation und Atmung) der Pflanzen (*Ibid.*, t. XVI, 1887, pp. 711-755, t. XVIII, 1888, pp. 161-175).

Id., Beobachtungen über Assimilation und Atmung der Pflanzen (*Ibid.*, t. XIX, 1890, pp. 649-668).

rience. Kreusler conclut de ses recherches que l'énergie de décomposition du gaz carbonique croît à peu près proportionnellement à l'augmentation de l'intensité lumineuse, entre de certaines limites d'éclairement. Il obtint des résultats différents suivant les plantes sur lesquelles il opérait; il constata par exemple que, pour le *Prunus Chamæcerasus*, l'énergie assimilatrice est deux fois et demie plus forte que l'énergie de la respiration lorsque la plante est à $0^{m},50$ de la source lumineuse; tandis que pour l'*Urtica dioica* placé à la même distance de cette source, le gaz carbonique dégagé dans la respiration n'est pas complètement absorbé dans l'assimilation. L'auteur pensait que les différentes espèces de plantes commencent à assimiler à la même intensité lumineuse, et expliquait le phénomène observé par lui, en faisant intervenir l'action nuisible des rayons thermiques exercée avec des intensités différentes sur les deux plantes qu'il utilisait dans ses expériences. Aussi Kreusler s'est-il attaché, dans la suite de ses recherches, à préserver ses plantes de l'excès de chaleur provenant de la lampe électrique.

Timiriazeff (1) obtenait des intensités lumineuses différentes au moyen d'un héliostat et d'une lentille, employant, comme Reinke, la lumière solaire reçue dans une chambre obscure. L'éclairement solaire direct étant pris comme unité, les intensités lumineuses avec lesquelles l'auteur opérait étaient égales à 1, 1/2, 1/4, 1/9, 1/16, 1/25 et 1/36. L'énergie assimilatrice était évaluée par l'analyse des gaz. Les conclusions auxquelles Timiriazeff fut amené à la suite de ses recherches furent les suivantes : l'assimilation commence aux éclairements les plus faibles, augmente à mesure que l'intensité lumineuse s'accroît, d'abord rapidement, puis de plus en plus lentement, atteint son maximum pour un éclairement représenté par une intensité lumineuse égale à la moitié de celle de la lumière solaire directe, et reste ensuite stationnaire pendant que l'intensité de l'éclairement continue à augmenter. Parmi les plantes sur lesquelles il a opéré, Timiriazeff cite seulement le *Potamogeton lucens*.

Géneau de Lamarlière (2) a étudié l'assimilation chloro-

(1) Timiriazeff, *C. R. A. S.*, CIX, p. 381, 1889.

(2) L. Géneau de Lamarlière, Recherches physiologiques sur les feuilles développées à l'ombre et au soleil (*Revue gén. de Bot.*, 1892).

phyllienne chez des feuilles développées, soit à l'ombre, soit au soleil, en les plaçant dans les mêmes conditions d'éclairement et de température. Il a constaté que l'énergie assimilatrice des feuilles développées à la lumière directe était toujours plus grande que celle des organes ayant évolué à l'ombre, quelle que soit l'intensité lumineuse à laquelle l'expérience était faite. A la différence de structure anatomique qu'on observe entre les feuilles développées au soleil et celles qui poussent à l'ombre, correspond donc une différence d'adaptation physiologique.

Weis (1) a entrepris une série d'expériences en vue de trouver une expression numérique de l'énergie assimilatrice spécifique pour un certain nombre de plantes appartenant à des types biologiques divers, et de déterminer l'énergie assimilatrice chez des individus de la même espèce exposés à des intensités lumineuses différentes.

L'auteur conclut de ses recherches que l'*Œnothera biennis*, par exemple, est une plante de soleil bien caractérisée qui, à la lumière solaire directe et à une température favorable à l'assimilation, décompose environ trois fois autant de gaz carbonique qu'à la lumière diffuse. A ce dernier éclairement, le *Polypodium vulgare* assimile au contraire un peu plus énergiquement qu'à la lumière directe et notablement plus que l'*Œnothera*. Le *Marchantia polymorpha* tient une place intermédiaire entre les plantes précédentes.

Une notion nouvelle se dégage donc des travaux de Weis, c'est que les conditions optima d'éclairement pour l'assimilation chlorophyllienne sont différentes suivant les espèces végétales.

Griffon (2) a recherché à quelles causes il fallait attribuer les différences d'énergie assimilatrice constatées, à un même éclairement, chez des plantes appartenant à des variétés ou à des espèces différentes ; il s'est surtout occupé de déterminer quelles influences les variations de la structure anatomique et de la coloration pouvaient avoir sur l'assimilation. Les résultats qu'il obtint montrent que l'examen de la coloration des feuilles ainsi

(1) Weis, Sur le rapport entre l'intensité lumineuse et l'énergie assimilatrice chez des plantes appartenant à des types biologiques différents (*C. R. A. S.*, t. CXXXVII, p. 801, 1903).

(2) Griffon, L'assimilation chlorophyllienne et la coloration des plantes (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 8e série, t. X, pp. 1-123, 1899).

rience. Kreusler conclut de ses recherches que l'énergie de décomposition du gaz carbonique croît à peu près proportionnellement à l'augmentation de l'intensité lumineuse, entre de certaines limites d'éclairement. Il obtint des résultats différents suivant les plantes sur lesquelles il opérait; il constata par exemple que, pour le *Prunus Chamæcerasus*, l'énergie assimilatrice est deux fois et demie plus forte que l'énergie de la respiration lorsque la plante est à $0^m,50$ de la source lumineuse; tandis que pour l'*Urtica dioica* placé à la même distance de cette source, le gaz carbonique dégagé dans la respiration n'est pas complètement absorbé dans l'assimilation. L'auteur pensait que les différentes espèces de plantes commencent à assimiler à la même intensité lumineuse, et expliquait le phénomène observé par lui, en faisant intervenir l'action nuisible des rayons thermiques exercée avec des intensités différentes sur les deux plantes qu'il utilisait dans ses expériences. Aussi Kreusler s'est-il attaché, dans la suite de ses recherches, à préserver ses plantes de l'excès de chaleur provenant de la lampe électrique.

Timiriazeff (1) obtenait des intensités lumineuses différentes au moyen d'un héliostat et d'une lentille, employant, comme Reinke, la lumière solaire reçue dans une chambre obscure. L'éclairement solaire direct étant pris comme unité, les intensités lumineuses avec lesquelles l'auteur opérait étaient égales à 1, 1/2, 1/4, 1/9, 1/16, 1/25 et 1/36. L'énergie assimilatrice était évaluée par l'analyse des gaz. Les conclusions auxquelles Timiriazeff fut amené à la suite de ses recherches furent les suivantes : l'assimilation commence aux éclairements les plus faibles, augmente à mesure que l'intensité lumineuse s'accroît, d'abord rapidement, puis de plus en plus lentement, atteint son maximum pour un éclairement représenté par une intensité lumineuse égale à la moitié de celle de la lumière solaire directe, et reste ensuite stationnaire pendant que l'intensité de l'éclairement continue à augmenter. Parmi les plantes sur lesquelles il a opéré, Timiriazeff cite seulement le *Potamogeton lucens*.

Géneau de Lamarlière (2) a étudié l'assimilation chloro-

(1) Timiriazeff, *C. R. A. S.*, CIX, p. 381, 1889.
(2) L. Géneau de Lamarlière, Recherches physiologiques sur les feuilles développées à l'ombre et au soleil (*Revue gén. de Bot.*, 1892).

obtenait des intensités lumineuses différentes en utilisant, d'une part, la lumière d'un bec Auer ayant traversé une lentille et dont l'intensité était réglée par un diaphragme gradué, d'autre part, la lumière solaire directe, ou plus ou moins atténuée. Lubimenko conclut de ses recherches que la courbe du travail photochimique est déterminée à la fois par la structure anatomique des feuilles, par la qualité spécifique des chloroplastes et par la concentration de la chlorophylle. L'influence de la structure anatomique se manifeste surtout chez les plantes qui sont cultivées à des éclairements moyens. L'influence des qualités spécifiques des chloroplastes prédomine, au contraire, à un éclairement ou très faible ou très intense. Les espèces sciaphiles commencent à assimiler à des lumières d'intensité plus faible que les espèces sciaphobes; aux intensités lumineuses fortes, l'assimilation diminue chez les plantes sciaphiles, tandis qu'elle continue à augmenter chez les plantes sciaphobes. L'auteur a constaté une concordance entre la concentration du pigment vert dans les feuilles et l'énergie de décomposition de l'anhydride carbonique chez les différentes espèces, pour les éclairements moyens. Jönsson (1) avait déjà émis l'idée d'une proportionnalité entre l'énergie assimilatrice et la concentration du pigment vert dans les grains de chlorophylle. Il avait constaté que les feuilles développées à l'ombre contenaient plus de chlorophylle que celles qui avaient grandi à un vif éclairement.

Lubimenko (2) a également étudié comparativement l'influence de la lumière et de la température sur l'assimilation chlorophyllienne. Les plantes sur lesquelles ont été faites les expériences étaient : *Abies nobilis*, *Picea excelsa*, *Pinus silvestris*, *Taxus baccata*, *Larix europæa*, *Tilia parvifolia*, *Betula alba*, et *Robinia pseudacacia*. Dans toutes ses expériences, les feuilles étaient exposées aux rayons du soleil. Pour une série d'expériences, les rayons étaient parallèles à la surface des feuilles ; dans une autre, ils étaient inclinés à 45°; dans une troisième, à 90°. Pour chacune de ces trois intensités lumineuses, l'énergie

(1) Jönsson, Färgbestämmingar för klorofyllet hos shilda växtformer (*Bhg. k. So. Vet-Akad Kandl.*, XXVIII, Alf. III, n° 8, p. 30, *Résumé dans Just's Bot. Jahresber.*, t. XXX, par. II, 1902, 694).

(2) W. Lubimenko, Variations de l'assimilation chlorophyllienne avec la lumière et la température (*C. R. A. S.*, 22 octobre 1906).

que de leur structure ne permet pas toujours de prévoir et même d'expliquer l'intensité de la fonction chlorophyllienne.

L'auteur fait remarquer qu'en dehors de la constitution anatomique des feuilles et de leur richesse en chlorophylle, il doit exister d'autres facteurs qui influent sur la décomposition du gaz carbonique. Peut-être la spécificité des chlorophylles joue-t-elle un rôle important dans ce phénomène : on peut aussi penser à l'intervention d'une diastase, dont le travail synthétique serait rendu possible grâce à une énergie étrangère, telle que la radiation solaire, par exemple, absorbée et utilisée par l'intermédiaire de la chlorophylle (1).

Pantanelli (2) a étudié l'influence, sur l'assimilation, d'intensités lumineuses plus fortes que celle de l'éclairement solaire direct ; il employa la méthode déjà utilisée par Reinke. Les plantes sur lesquelles ont été faites les expériences appartenaient à des espèces aquatiques. Pantanelli conclut de ses recherches que le chloroplaste peut se fatiguer comme le fait un muscle, et que, d'après l'état du stroma protoplasmique, il faut différencier l'optimum et le maximum du travail photochimique du chloroplaste. La position de l'optimum varie sous l'influence des conditions extérieures. Cet optimum est compris entre les intensités lumineuses 1/4 et 4/1 pour l'*Elodea canadensis*, entre 1/4 et 1 pour le *Zanichellia* et pour le *Ceratophyllum* ; il est représenté par 1 pour le *Potamogeton crispus*.

Les travaux effectués jusqu'alors ne donnaient que peu de renseignements sur les différences existant entre les courbes d'assimilation aux diverses intensités lumineuses pour des plantes appartenant à des espèces différentes.

Lubimenko (3) a déterminé le minimum d'intensité lumineuse pour la décomposition du gaz carbonique, et a recherché si ce minimum était le même pour différentes espèces végétales.

Les expériences ont été faites sur le *Pinus silvestris*, l'*Abies nobilis*, considérés comme plantes sciaphobes, le *Betula alba* et le *Tilia parvifolia*, considérés comme plantes sciaphiles. L'auteur

(1) Duclaux, *Traité de Microbiologie*, t. II, Paris, 1899.
(2) Pantanelli (*Jahrb. f. wiss. Botanik.*, t. XXXIX, p. 167, 1903).
(3) W. Lubimenko, Sur la sensibilité de l'appareil chlorophyllien des plantes ombrophiles et ombrophobes (*Revue gén. de Bot.*, t. XVII, p. 381, 1905).

obtenait des intensités lumineuses différentes en utilisant, d'une part, la lumière d'un bec Auer ayant traversé une lentille et dont l'intensité était réglée par un diaphragme gradué, d'autre part, la lumière solaire directe, ou plus ou moins atténuée. Lubimenko conclut de ses recherches que la courbe du travail photochimique est déterminée à la fois par la structure anatomique des feuilles, par la qualité spécifique des chloroplastes et par la concentration de la chlorophylle. L'influence de la structure anatomique se manifeste surtout chez les plantes qui sont cultivées à des éclairements moyens. L'influence des qualités spécifiques des chloroplastes prédomine, au contraire, à un éclairement ou très faible ou très intense. Les espèces sciaphiles commencent à assimiler à des lumières d'intensité plus faible que les espèces sciaphobes; aux intensités lumineuses fortes, l'assimilation diminue chez les plantes sciaphiles, tandis qu'elle continue à augmenter chez les plantes sciaphobes. L'auteur a constaté une concordance entre la concentration du pigment vert dans les feuilles et l'énergie de décomposition de l'anhydride carbonique chez les différentes espèces, pour les éclairements moyens. Jönsson (1) avait déjà émis l'idée d'une proportionnalité entre l'énergie assimilatrice et la concentration du pigment vert dans les grains de chlorophylle. Il avait constaté que les feuilles développées à l'ombre contenaient plus de chlorophylle que celles qui avaient grandi à un vif éclairement.

Lubimenko (2) a également étudié comparativement l'influence de la lumière et de la température sur l'assimilation chlorophyllienne. Les plantes sur lesquelles ont été faites les expériences étaient : *Abies nobilis*, *Picea excelsa*, *Pinus silvestris*, *Taxus baccata*, *Larix europæa*, *Tilia parvifolia*, *Betula alba*, et *Robinia pseudacacia*. Dans toutes ses expériences, les feuilles étaient exposées aux rayons du soleil. Pour une série d'expériences, les rayons étaient parallèles à la surface des feuilles; dans une autre, ils étaient inclinés à 45°; dans une troisième, à 90°. Pour chacune de ces trois intensités lumineuses, l'énergie

(1) Jönsson, Fargbestämmingar för klorofyllet hos shilda växtformer (*Bhg. k. So. Vet-Akad Kandl.*, XXVIII, Alf. III, n° 8, p. 30, *Résumé dans Just's Bot. Jahresber.*, t. XXX, par. II, 1902, 694).

(2) W. Lubimenko, Variations de l'assimilation chlorophyllienne avec la lumière et la température (*C. R. A. S.*, 22 octobre 1906).

assimilatrice a été déterminée à 20°, à 25°, à 30°, à 35° et à 38°. La durée de chaque expérience était de 15 minutes. En laissant de côté les particularités de telle ou telle espèce, l'auteur arrive aux conclusions suivantes : 1° Dans les conditions où se passent les réactions chimiques à l'intérieur d'une plante vivante, la lumière et la chaleur agissent en général dans le même sens sur l'énergie de décomposition du gaz carbonique.

2° Il y a pour la chaleur, comme pour la lumière, une intensité optima au-dessus de laquelle l'énergie assimilatrice s'affaiblit.

3° La diminution de l'assimilation au delà de cette intensité optima est beaucoup plus fortement prononcée chez les plantes sciaphiles que chez les plantes sciaphobes.

Dans un Mémoire publié en 1908, Lubimenko (1) expose les résultats de nouvelles recherches sur les relations existant entre la concentration du pigment vert dans les feuilles et l'intensité de l'assimilation. Il conclut de ses expériences que la concentration du pigment vert dans les grains de chlorophylle joue un rôle très important dans l'assimilation chlorophyllienne ; l'appareil chlorophyllien est d'autant plus sensible que la concentration du pigment est plus forte.

Les diverses plantes commencent à manifester le travail synthétique à des intensités lumineuses différentes et d'autant plus faibles que la quantité de chlorophylle dans les feuilles anatomiquement comparables est plus grande ; les espèces sciaphiles se distinguent des espèces sciaphobes parce que les premières ont un appareil chlorophyllien plus sensible. Cette sensibilité varie avec l'espèce, mais également suivant l'âge de la feuille. Des expériences faites sur des feuilles de *Taxus* ont montré que la sensibilité de l'appareil chlorophyllien diminue chez une même plante aussitôt que la quantité de chlorophylle diminue dans les feuilles.

Production de la substance sèche, de la substance fraîche et teneur en eau. — Boussingault (2) est le premier physiologiste

(1) Lubimenko, La concentration de la chlorophylle et l'énergie assimilatrice (*C. R. A. S.*, 26 novembre 1906).
Id., La concentration du pigment vert et l'assimilation chlorophyllienne (*Revue gén. de Bot.*, pp. 162-177, 1908).
(2) Boussingault, De la végétation dans l'obscurité (*Ann. des Sc. nat.*, 1874).

qui recherchа comment variait le poids sec des plantes suivant qu'on les cultivait à la lumière ou à l'obscurité. Il montra qu'à la lumière comme à l'obscurité, les plantules éprouvent une perte de poids au début de leur développement, mais tandis qu'à l'obscurité la perte de poids est continuelle, à la lumière elle est bientôt compensée par l'assimilation, laquelle finit ensuite par déterminer une augmentation de poids.

Sachs avait déjà observé que les jeunes plantules croissent à l'obscurité jusqu'à ce que les réserves de la graine soient épuisées et qu'elles meurent si on ne les soumet pas à une lumière d'intensité suffisante pour déterminer la formation de composés hydrocarbonés.

Jumelle (1) a étudié la variation du poids sec, du poids frais, et de la teneur en eau, au cours du développement, chez différentes espèces végétales cultivées d'une part, à l'obscurité et d'autre part, à la lumière. Il a constaté qu'au moment de la germination, la plante éprouve une diminution continuelle de poids sec, due à la respiration et aux différentes transformations chimiques qui se produisent dans les cotylédons. Quand les plantules croissant à la lumière commencent à assimiler, ces pertes sont compensées, et bientôt même le poids sec des plantes augmente.

Au début de la germination, la racine se comporte de la même manière à l'obscurité et à la lumière ; un peu plus tard, la racine gagne bien plus rapidement en substance sèche à la lumière qu'à l'obscurité.

Pendant le début du développement, la proportion d'eau dans les plantules augmente peu à peu à la lumière et à l'obscurité, mais elle est toujours plus forte à l'obscurité.

Jumelle a encore constaté que, pendant les premières phases du développement, l'axe hypocotylé a un poids plus grand à l'obscurité qu'à la lumière, tandis que le contraire a lieu pour les cotylédons, ce qui montre que les migrations sont plus actives à l'obscurité.

Quand la plantule a épuisé les réserves de la graine, le développement cesse, et tous les organes de la plante éprouvent

(1) H. Jumelle, Recherches physiologiques sur le développement des plantes annuelles (*Revue gén. de Bot.*, t. I, 1889).

une perte de poids. L'auteur attribue la forte proportion d'eau dans les plantules développées à l'obscurité, à un ralentissement de la transpiration et surtout à une augmentation de l'absorption.

Dans ses recherches sur les échanges gazeux chez les feuilles développées à l'ombre, et chez les feuilles développées au soleil, Géneau de Lamarlière (1) a constaté que les tissus correspondant, d'une part à une surface donnée de feuille développée à l'ombre et, d'autre part, à la même surface d'une autre feuille développée au soleil, n'ont pas le même poids sec. Les premiers contiennent beaucoup moins de matière sèche que les seconds.

Berthelot (2) s'est occupé de la production de la substance sèche à la lumière directe et à la lumière atténuée, en étudiant la marche générale de la végétation dans une Graminée, le *Cynosurus cristatus*. Ses recherches ont porté : 1° sur la plante développée dans une prairie naturelle, exposée au soleil ; 2° sur la plante développée dans le même sol, à l'ombre d'une charmille qui la protégeait en tout temps contre l'action directe des rayons solaires. Les deux plantes ont été récoltées à la même date, le 28 mai 1898. Les conclusions auxquelles ont abouti ces recherches sont les suivantes :

La plante développée à l'ombre contient plus d'eau, comme on devait s'y attendre.

Le poids sec des racines est diminué de moitié dans la plante développée à l'ombre (Soleil : 29,7. Ombre : 14,4).

Le poids sec des tiges est augmenté de moitié à l'ombre (Soleil : 19,9. Ombre : 37,7).

Le poids sec des feuilles est aussi plus élevé à l'ombre (Soleil : 35,6. Ombre : 47,9).

Mais la plante d'ombre n'a pas d'épis, tandis que celle du soleil en possède (poids sec des épis ; Soleil : 14,7. Ombre : 0). Ainsi l'évolution de la plante était plus lente à l'ombre qu'au soleil.

Cependant, le poids des parties aériennes des plantes d'ombre était supérieur au poids des mêmes organes chez les plantes de soleil. En somme, pour Berthelot, le *Cynosurus cristatus* semble

(1) Géneau de Lamarlière, *loc. cit.*
(2) Berthelot (*Chimie végétale et agricole*, t. II, 1899).

mieux nourri à l'ombre; mais cette vigueur apparente tient à un retard dans l'exercice des fonctions de reproduction.

L'étude de la teneur en eau montre que la plante développée à l'ombre est plus hydratée dans chacune de ses parties, sans exception, et par conséquent dans sa totalité, comme il a été dit plus haut.

La quantité d'eau renfermée dans 100 grammes de chaque organe était, d'après Berthelot :

	grammes		grammes
Racines des plantes de soleil :	76,4	Racines des plantes d'ombre :	80,4
Tiges — — :	78,9	Tiges — — :	88,5
Feuilles fraîches — :	70	Feuilles fraîches — :	81,6
— sèches — :	52,5	— sèches — :	60

Lubimenko (1) a étudié quelle était l'influence de l'éclairement sur la production de la substance sèche ; il a recherché si l'intensité lumineuse la plus favorable au phénomène chlorophyllien est en même temps la meilleure pour l'augmentation du poids sec.

Cet auteur s'est aussi demandé quel était l'éclairement optimum pour la production de la substance sèche chez les différentes plantes vertes, et comment cet optimum se modifiait, suivant les variations quantitatives de la chlorophylle renfermée dans les feuilles. La méthode employée dans ses recherches a été la mesure de l'augmentation du poids sec chez les plantules, après la germination, sous des intensités lumineuses différentes, obtenues en interposant entre les plantes et les rayons solaires des feuilles de papier blanc en nombres différents.

L'auteur conclut de ses recherches que la production de substance sèche, chez les plantes vertes, est déterminée par la quantité de lumière absorbée, variable avec l'intensité de l'éclairement et la quantité de chlorophylle renfermée dans les feuilles.

L'action retardatrice de la lumière pour l'énergie assimilatrice commence à se manifester plus tard, c'est-à-dire à un éclai-

(1) W. Lubimenko, Sur les variations du poids sec chez les végétaux supérieurs aux différentes intensités lumineuses (*C. R. A. S.*, Paris, 9 déc. 1907). Id., Production de la substance sèche et de la chlorophylle, chez les végétaux supérieurs, aux différentes intensités lumineuses (*Ann. des sc. nat. Bot.*, 1909).

rement beaucoup plus fort que pour la production de substance sèche. Ce fait est dû, d'après l'auteur, à ce qu'à côté de l'assimilation, intervient la manière dont s'effectuent l'incorporation des substances élaborées et leur transport hors du tissu assimilateur.

La production de substance sèche augmente avec la lumière absorbée par la feuille, jusqu'à un certain maximum, et diminue ensuite quand la quantité de lumière absorbée continue à augmenter. L'intensité optima d'éclairement pour la production de la substance sèche varie suivant la quantité de chlorophylle renfermée dans les feuilles. Cette intensité optima augmente quand la chlorophylle diminue et *vice versa*.

Dans les conditions naturelles d'éclairement, la production maxima de substance sèche chez les plantes pauvres en chlorophylle correspond à la lumière du jour un peu atténuée ou non atténuée; au contraire, chez les espèces riches en pigment vert, cette production maxima correspond à une forte atténuation de la lumière du jour.

Lubimenko considère que le fait le plus important qui se dégage de ses recherches expérimentales est l'action retardatrice d'un excès de la lumière absorbée par la feuille sur la production de substance sèche; cette action retardatrice se manifestant, chez la plupart des plantes étudiées, de la manière la plus nette, dans les conditions naturelles d'éclairement, même quand le nombre des journées ensoleillées n'atteint pas la moitié du nombre total de jours pendant lesquels dure l'expérience.

D'une façon générale, Lubimenko admet qu'au point de vue de l'assimilation du carbone atmosphérique, il y a un excès de lumière dans la nature pour beaucoup de plantes de notre climat.

Burgerstein (1), en étudiant le développement des plantes à la lumière solaire directe et à la lumière atténuée a fait des déterminations de poids sec sur plusieurs espèces; il coupait les plantes au ras du sol, et déterminait le poids de la substance sèche constituant la partie aérienne. Il constata que le poids

(1) A. Burgerstein, Pflanzenkulturen im diffusen Tageslichte (*Verh. K. K. Zool. bot. Gesellsch. in Wien.*, 1908 et 1909).

sec des plantes est toujours plus élevé à la lumière directe qu'à l'ombre. Les rapports des poids secs des différents organes des plantes de soleil à celui des poids secs des mêmes organes des plantes d'ombre étaient représentés par 3,96 pour les tiges, 4,5 pour les feuilles, et 10,98 pour les fleurs.

Germination. — Les résultats obtenus par les anciens auteurs dans l'étude de l'influence de la lumière sur la germination sont contradictoires.

Humboldt (1), Sénebier (2), Ingenhouz (3), Hunt (4) soutenaient que, d'une manière générale, la lumière retarde la germination des graines.

De Saussure (5) conclut au contraire de ses expériences que la lumière ne semble pas avoir d'influence nuisible sur la germination. Depuis cette époque, de nombreux physiologistes se sont occupés de cette question; les uns ont soutenu la première de ces deux opinions, les autres l'ont au contraire combattue en se ralliant aux idées de de Saussure.

Stebler (6), par exemple, prétendit que l'obscurité retarde considérablement la germination des graines de différentes Graminées; pour le *Poa nemoralis*, la proportion des graines ayant germé à l'obscurité a été de 3 p. 100, tandis qu'à la lumière ce nombre s'élevait à 62 p. 100.

Nobbe (7), ayant repris les expériences de Stebler, trouva au contraire que les graines de Graminées germent plus vite et plus uniformément à l'obscurité qu'à la lumière.

Adrianowsky (8) obtint des résultats analogues à ceux de Nobbe en opérant sur d'autres plantes, Pour Adrianowsky, certaines graines qui germent très vite, comme celles du *Spergula arvensis*, développent leur radicule en même temps à la lumière

(1) A. von Humboldt, Aphorismen (*Deutsch von Fischer*, 1794).
(2) Sénebier, *Physiologie végétale*, t. III, p. 396.
(3) Ingenhouz, *Versuche mit Pflanzen*, Bd II, p. 25, 1788.
(4) Hunt, Untersuch. über d. Einfluss d. Sonnenstrahlen auf d. Wachsthum d. Pflanzen (*Botanische Zeitung*, p. 304, 1851).
(5) Th. de Saussure, *Recherches chimiques sur la végétation*, p. 24, 1804.
(6) Stebler, *Botan. Centralblatt*, Bd VI, p. 157, 1881.
(7) Nobbe, Uebt das Licht einen vortheilhaften Einfluss auf die Keimung der Grassamen? (*Landw. Versuchsstationen*, Bd XXVII, p. 347, 1882).
(8) Adrianowsky, Wirkung des Lichtes auf die Keimung, résumé dans le *Bot. Centralblatt*, n° 29, p. 73, 1884.

et à l'obscurité ; cependant, si la germination a lieu à une basse température, elle se produit un peu plus rapidement à l'obscurité qu'à la lumière. Les graines qui germent en un jour présentent une différence souvent très grande en faveur de l'obscurité ; c'est ainsi que le rapport des graines germées à la lumière et à l'obscurité a été pour le *Cannabis sativa* $\frac{9}{12}$, pour le *Brassica Napus* $\frac{17}{62}$, pour l'*Holcus lanatus*, $\frac{24}{53}$. Quand la germination dure plusieurs jours, le même fait est observé pendant toute la durée de cette germination. Il y a cependant des graines qui germent plus facilement à la lumière qu'à l'obscurité, et Adrianowsky pense qu'une partie des contradictions qui existent entre les résultats obtenus par les divers auteurs dans l'étude de l'influence générale de la lumière sur la germination est due à ce que les expériences ont été faites sur des graines de plantes appartenant à des espèces différentes.

Peyritch et Wiesner (1) ont constaté que les graines de *Viscum album* ne germent pas à l'obscurité.

Heinricher (2) a étudié l'action de l'éclairement sur la germination de différentes semences et a montré que la lumière paraît favoriser la germination des plantes qui, dans la nature, vivent à un éclairement intense. Cependant, parmi les graines de ces végétaux sciaphobes, beaucoup germent tout aussi vite à l'obscurité qu'à la lumière ; pour certaines même, l'obscurité est plus favorable. Cet auteur a montré que pour les graines de *Drosera capensis*, *d'Echinocactus Echinopsis*, et d'autres plantes qui aiment les éclairements forts, la germination est accélérée par la lumière.

Kinzel (3) fit plus récemment des constatations à peu près semblables. Il résulte des expériences qu'il entreprit avec des graines de plantes appartenant à des espèces différentes, que la lumière est nécessaire à la germination de certaines d'entre

(1) Wiesner, *Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche, I Theil*, p. 42, 1878).

(2) E. Heinricher, Nothwendigkeit des Lichtes und befördernde Wirkung desselben bei der Samenkeimung (*Beihefte zum Botan. Centralblatt*, Bd XIII, 1902).

(3) W. Kinzel, Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Keimung, [Lichtharte Sonnen]. (*Ber. deutsch. Bot. Ges.* XXV, p. 269, 1907.)

elles ; pour d'autres, l'éclairement a une action retardatrice ou même empêche complètement la germination.

Laschke (1) a observé que les graines de *Poa pratensis* germent dans la proportion de 4 à 6 p. 100 à l'obscurité, de 67 à 70 p. 100 à la lumière diurne faible, et de 85 à 88 p. 100 à la lumière solaire directe. Des résultats analogues ont été obtenus avec les semences de *Cynosurus cristatus*.

Heinricher (2) a montré récemment que la lumière a une action accélératrice sur les semences de *Saracenia flava* et sur celles de différents *Rhododendron*, tandis que les graines de *Myrmecodia echinata* germent aussi facilement à l'obscurité qu'à la lumière. La lumière a encore une action accélératrice sur la germination des semences de toutes les espèces de *Veronica* ; l'auteur en conclut qu'au point de vue de la manière dont se comportent les graines des diverses espèces vis-à-vis de l'obscurité et de la lumière, l'affinité entre ces espèces joue un plus grand rôle, dans la plupart des cas, que leurs caractères œcologiques.

Croissance, développement général et morphologie. — De nombreux travaux ont été publiés sur le rôle que joue la lumière dans la croissance, le développement général et la morphologie des végétaux. Les uns ont eu pour but d'étudier comparativement l'influence exercée par la lumière et l'obscurité, les autres la comparaison du développement à la lumière solaire directe et à une lumière plus ou moins atténuée. Les recherches faites sur la croissance des plantes à des intensités lumineuses différentes ont été relativement peu nombreuses. Je ne rappellerai ici que les travaux qui renferment des indications sur la question de l'optimum lumineux.

L. Dufour (3) a étudié comparativement la morphologie et l'anatomie des plantes développées d'une part à la lumière directe, d'autre part à une lumière diffuse.

(1) W. Laschke, Einige vergleichende Untersuchungen über den Einfluss des Keimbettes sowie des Lichtes auf die Keimung verschiedener Sämereien (*Landw. Versuchs.* LXV, p. 295, 1907.)

(2) E. Heinricher, Beinflussung der Samenkeimung durch das Licht (*Wiesner-Festschr. Wien.*, pp. 263-279, 1908.)

(3) L. Dufour, Influence de la lumière sur la forme et la structure des feuilles (*Ann. des Sc. Nat. Bot.*, 7e série, t. V, p. 311, 1887.)

L'auteur a observé qu'à un éclairement intense, les plantes prennent un développement bien plus considérable qu'à une lumière faible; leur taille est plus grande, leur tige principale plus épaisse et plus ramifiée, leurs feuilles atteignent de plus grandes dimensions, aussi bien en surface qu'en épaisseur; leur floraison est plus hâtive et plus abondante, les parties souterraines, racines ou rhizomes, sont plus développées.

Il tire de ses recherches la conclusion générale suivante : « Toutes choses égales d'ailleurs, la plante acquiert un dévelop- » pement d'autant plus grand qu'elle est soumise à un éclai- » rement plus intense. »

Lubimenko (1) a fait connaître plusieurs faits relatifs au développement des plantes à des éclairements différents. Il pense qu'il existe un certain antagonisme dans la croissance de la tige et celle de la racine aux différentes intensités lumineuses; le développement de la racine augmente et celui de la tige diminue avec l'intensité de l'éclairement. Cet antagonisme apparent serait dû, d'après l'auteur, à une action retardatrice de la lumière sur la croissance de la tige, ce qui augmenterait le transport, dans la racine, des substances organiques élaborées par les feuilles quand la lumière est très vive. Aux éclairements très intenses, le développement de la racine diminue en même temps que celui de la tige, à cause de la moindre production de la substance sèche sous cet éclairement. L'intensité de la lumière influe profondément sur le développement du limbe des feuilles. D'une façon générale la surface du limbe augmente jusqu'à un maximum quand la lumière diminue, et décroît ensuite lorsque la lumière continue à s'affaiblir.

Lubimenko admet que le développement extérieur de la plante suivant l'éclairement est en rapport avec la quantité de substance sèche produite. Mais la croissance n'est pas exactement proportionnelle à la production de cette substance, car cette croissance est plus faible (à une lumière vive) et elle est plus forte (à une lumière faible) qu'elle ne le serait si l'on prenait pour mesure l'augmentation du poids sec.

(1) W. Lubimenko, Production de la substance sèche et de la chlorophylle chez les végétaux supérieurs aux différentes intensités lumineuses (*Ann. des Sc. nat. Bot.*, 9e série, 1907).

Wiesner et ses élèves ont étudié de nombreuses questions relatives à l'influence de l'éclairement sur les végétaux. Wiesner (1) s'est surtout occupé du rapport qui existe entre l'intensité lumineuse à laquelle se trouvent exposés les différents organes de la plante lorsqu'elle vit dans sa station habituelle, et l'intensité de la lumière solaire totale. Ce rapport, qu'il désigne sous le nom de « Lichtgenuss », est égal à 1 pour les plantes dont toutes les parties aériennes sont exposées à la lumière solaire directe, c'est là sa valeur maxima. Wiesner a fait de nombreuses déterminations pour montrer comment varie ce rapport suivant les espèces végétales; il a mis en évidence, pour un grand nombre d'entre elles, les valeurs entre lesquelles ce rapport peut varier dans la nature, déterminant ainsi, pour ces plantes, quels étaient les éclairements les plus faibles (minima) et les éclairements les plus intenses (maxima) auxquels il leur était possible de se développer. Les éclairements minima et maxima entre lesquels le développement des plantes se produit restent constants pendant toute la durée de la végétation pour la plupart des plantes annuelles et bisannuelles; ces éclairements varient, au contraire, au cours du développement, pour les arbres, par exemple, chez lesquels la présence des feuilles pendant une partie de l'année modifie la quantité de lumière se trouvant à la disposition des différents organes.

Wiesner s'est principalement occupé de l'étude des minima et des maxima lumineux pour le développement d'un grand nombre de plantes appartenant à des types biologiques différents. Il fait remarquer qu'une autre partie de la question reste à traiter, c'est celle qui est relative à l'optimum d'éclairement.

« On comprend, dit-il, qu'il est plus facile de déterminer les » minima et les maxima que les optima. C'est surtout pour cela » que, dans mes recherches, la détermination des minima et » des maxima est au premier plan. Une détermination plus pré- » cise des optima d'éclairement sera l'objet de travaux ulté- » rieurs dans lesquels on cherchera dans quelle mesure l'inten- » sité lumineuse moyenne et la lumière totale contribuent à la

(1) J. Wiesner, Der Lichtgenuss der Pflanzen. Photometrische und physiologische Untersuchungen mit besonderer Rücksichtnahme auf Lebensweise, geographische Verbreitung und Kultur der Pflanzen (Engelmann, 322 pages, Leipzig, 1907).

» prospérité de la plante. D'ordinaire on ne pourra pas s'en » rendre compte par une simple observation ; des déterminations » quantitatives seront nécessaires » (1).

Toutefois, plusieurs observations faites par Wiesner et ses élèves au cours de leurs recherches font connaître un certain nombre de faits relatifs à cet optimum. L'étude du port des plantes développées à des intensités lumineuses différentes montre que, d'une manière générale, la valeur de l'optimum lumineux pour les végétaux n'est pas la moyenne arithmétique entre la valeur de l'éclairement minimum et celle de l'éclairement maximum ; parfois, l'optimum coïncide avec le maximum. D'après Wiesner il semble bien que dans la plupart des cas les plantes atteignent leur poids maximum à un éclairement inférieur à celui de la lumière solaire directe.

Burgerstein (2) a étudié le développement de différentes espèces végétales, comparativement à la lumière solaire directe et à la lumière diffuse. Il a constaté que la plupart des plantes deviennent plus hautes à l'ombre qu'à la lumière directe, tandis que d'autres, au contraire, s'allongent beaucoup plus sous ce dernier éclairement que sous le premier.

Les individus cultivés au soleil produisent généralement plus de rameaux et de feuilles. A une lumière d'intensité égale à $\frac{1}{6}$ de celle de la lumière diurne totale, le développement des Graminées est beaucoup moins rapide qu'à la lumière directe, les plantes végètent misérablement. Parmi les espèces sur lesquelles ont porté les expériences, les tomates seules ont présenté un plus grand développement des organes végétatifs à la lumière atténuée, mais la production des fruits a été beaucoup plus faible à cet éclairement qu'à la lumière solaire directe.

(1) « Begreiflicherweise ist es leichter, Minima und Maxima als Optima « festzustellen, und das ist ja auch der Hauptgrund, weshalb in meinen Unter- « suchungen die beiden ersten Kardinalpunkte in den Vordergrund treten. « Genauere Bestimmungen der Optima des Lichtgenusses bleiben späteren « Untersuchungen vorbehalten, bei welchen zu ermitteln sein wird, welche « (mittlere) Intensität beziehungsweise welcher Anteil des Gesamtlichtes einer « Pflanze das üppigste Gedeihen sichert. Es wird sich dies gewöhnlich nicht « durch den blossen Augenschein ermitteln lassen, sondern es werden hierzu « quantitative Bestimmungen erforderlich sein. »

(2) *Loc. cit.*

Formation des fleurs, des fruits et des graines. — Sachs (1) a montré depuis longtemps que les fleurs peuvent se former à l'obscurité, pourvu que les plantes sur lesquelles elles se développent renferment une quantité suffisante de matières de réserve. C'est ainsi qu'une Tulipe, une Jacinthe, fleurissent dans l'obscurité grâce aux substances accumulées dans leurs bulbes; de même certaines plantes telles que le *Tropæolum majus*, le *Cucurbita Pepo*, fleurissent à l'obscurité, à condition qu'une partie suffisante de l'appareil végétatif reste exposée à la lumière.

Vöchting (2) a étudié l'action de la lumière atténuée sur le développement des fleurs. En opérant sur le *Mimulus Tilingi*, il a montré que l'appareil floral se réduit à mesure que l'éclairement diminue, et qu'au-dessous d'un certain minimum, la plante reste stérile. L'auteur a constaté que ce minimum d'éclairement est variable suivant que les espèces sont sciaphiles ou sciaphobes. Lorsque l'éclairement est assez faible pour que l'appareil floral soit très réduit, toute l'activité de la plante est employée à la production d'un feuillage surabondant; les organes végétatifs prennent alors un développement considérable.

Landel (3) a étudié l'influence d'intensité lumineuses différentes sur la forme des plantes et surtout sur l'appareil floral. Il a constaté que les fleurs sont formées en moindre quantité chez les plantes cultivées à la lumière atténuée que chez celles qui croissent à la lumière directe, l'importance de ces variations étant très inégale suivant les espèces. Landel a constaté que le nombre des fruits est moindre chez les plantes développées à un faible éclairement, et cette infériorité est souvent accompagnée de la diminution du nombre des graines qui sont contenues dans chaque fruit.

Curtel (4) a également étudié la formation des fleurs chez

(1) Sachs (*Bot. Zeitung.*, 1863 et 1865).

(2) Vöchting, Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüten (*Pringsheim's Jahrb.*, vol. XXV, 1893).

(3) Landel, Influence des radiations solaires sur les végétaux (*C. R. A. S.*, t. II, p. 314, 1893).

(4) G. Curtel, Recherches physiologiqnes sur la fleur (*Thèse Doctorat ès sciences*, Paris, 1898).

différentes espèces végétales cultivées, d'une part à la lumière solaire directe, d'autre part à une lumière atténuée d'une intensité environ égale à $\frac{1}{6}$ de celle de la lumière directe. Il a constaté que, tant que l'éclairement n'est pas inférieur à un certain minimum qu'il appelle *minimum d'influence*, les différences avec les plantes développées à la lumière solaire directe sont à peu près nulles, ce qui semblerait prouver que ce dernier éclairement n'est pas absolument nécessaire aux plantes. L'auteur pense même que la lumière solaire directe et continue est plutôt défavorable à la floraison. Au-dessous de ce premier minimum, en existe un second que Curtel nomme *minimum de floraison*; à un éclairement plus faible encore, la plante ne fleurit plus. Ces deux minima ne sont pas les mêmes pour toutes les plantes; ils varient suivant les espèces végétales.

D'une manière générale, d'après Curtel, quand l'intensité lumineuse est fortement atténuée, la floraison est retardée, le nombre, le volume et le poids des fleurs sont diminués et leurs couleurs sont modifiées. On constate également aux éclairements faibles un allongement des pédoncules floraux, une diminution du nombre des fruits, de leur grosseur, et du nombre des graines qu'ils renferment. L'influence de la lumière se fait surtout sentir sur le développement des pièces du périanthe : l'androcée et la gynécée sont beaucoup plus stables vis-à-vis de l'éclairement.

Dans ses cultures à l'ombre et à la lumière solaire directe, Burgerstein (1) a constaté que sous ce dernier éclairement les plantes fleurissent plus tôt, les fleurs sont plus abondantes et plus grandes ; seules parmi les espèces étudiées, le *Cheiranthus*, l'*Ipomea*, et le *Tropæolum*, ont fleuri de la même manière sous les deux éclairements. L'auteur a également constaté qu'à la lumière atténuée les plantes forment moins de fruits, et les fruits renferment moins de graines qu'à la lumière solaire directe.

H. Fischer (2) pense que l'assimilation abondante du carbone est la cause qui favorise en premier lieu la formation des fleurs.

(1) Burgerstein, *loc. cit.*
(2) H. Fischer, Ueber die Blütenbildung in ihrer Abhängigkeit vom Licht und über die blütenbildenden Substanzen (*Flora* XCIX, pp. 478-490, 1905).

D'après cet auteur, la plante commence à former son appareil floral quand elle possède en surabondance les matières constitutives nécessaires; ces substances sont les hydrates de carbone et les matières azotées. Cependant l'auteur croit qu'il faut attribuer le rôle prépondérant, dans la formation des fleurs, aux hydrates de carbone; la floraison serait donc influencée par les agents qui jouent un rôle quelconque dans la formation de ces composés. Fischer explique ainsi que les éclairements intenses, la sécheresse, la formation défectueuse des racines, la difficulté pour la plante de puiser sa nourriture dans le sol, sont autant de facteurs qui activent la floraison, tandis que l'ombrage, l'humidité, la facilité pour les racines de se développer, la richesse du sol en substances nutritives, retardent la floraison.

Lubimenko (1) a montré récemment que la lumière est absolument nécessaire au début de la formation du fruit : l'auteur explique ce fait de la manière suivante. La formation de certaines diastases nécessite l'intervention de la lumière; l'embryon accumulant, au début de son développement, c'est-à-dire au moment de la multiplication la plus active de ses cellules, la quantité nécessaire de diastases dans ses tissus, il s'ensuit que la lumière est absolument nécessaire à l'embryon dans cette période de sa formation. Après avoir passé à la lumière le début de son développement, l'embryon peut continuer à se développer à un éclairement très faible et même à l'obscurité. Cependant, lorsque la suite du développement a lieu à l'obscurité, le fruit a un poids sec bien inférieur à celui qu'il acquiert à la lumière du jour, et le nombre des graines qu'il renferme est moindre. Mais si les fruits mûrissent à un éclairement trop intense, leur développement se ralentit comme à l'obscurité. Lubimenko conclut de ses recherches que c'est à la lumière du jour plus ou moins atténuée suivant la plante, que le fruit atteint le maximum de sa croissance; il existe donc un optimum pour le développement des fruits.

L'éclairement sous lequel le fruit se développe, produit chez les graines qu'il renferme une sorte d'adaptation physiologique

(1) W. Lubimenko, Influence de la lumière sur le développement des fruits et des graines chez les végétaux supérieurs (*Revue gén. de Bot.*, t. XXII, p. 145, 1910).

qui se manifeste au cours de la germination. C'est à l'obscurité, ou à la lumière d'intensité égale à celle sous laquelle les graines se forment, que leur germination atteint le maximum de rapidité.

Les conclusions qui se dégagent de cet exposé sont les suivantes :

Si l'on fait développer des végétaux à des intensités lumineuses différentes, et si l'on étudie chez ces végétaux un phénomène physiologique en particulier, on observe que le phénomène considéré commence à se produire à un certain éclairement (minimum) ; son activité augmente d'abord progressivement en même temps que l'intensité lumineuse, atteint son maximum pour un certain éclairement (optimum), puis diminue lorsque la lumière devient trop intense.

L'optimum d'éclairement n'est pas le même pour tous les phénomènes physiologiques ; chacun d'eux à un optimum particulier. C'est ainsi que l'optimum d'éclairement pour la formation de la chlorophylle correspond à une intensité lumineuse faible ; pour la production de la substance sèche, il a une valeur plus élevée ; l'énergie assimilatrice atteint son maximum à une lumière plus forte encore.

Enfin, l'optimum lumineux pour un phénomène physiologique déterminé n'est pas le même chez toutes les espèces végétales ; la production de la chlorophylle, la production de la substance sèche, l'assimilation, la germination des graines, l'allongement des plantes, leur floraison, etc., ne se produisent pas avec leur maximum d'intensité au même éclairement pour toutes les espèces végétales.

Les nombreux travaux relatifs à l'influence de la lumière sur les végétaux ne renferment, à ma connaissance, aucune indication précise sur la variation des optima lumineux pendant le développement de la plante.

C'est en vue d'étudier cette question que j'ai entrepris les expériences dont je vais exposer ici les résultats. Mes observations ont porté sur différents phénomènes physiologiques, chez des espèces d'allures biologiques très diverses.

II. — TECHNIQUE.

La technique employée dans mes recherches est basée sur l'emploi de la lumière solaire plus ou moins atténuée ; les plantes sur lesquelles portent mes expériences vivent donc à une lumière plus ou moins intense pendant le jour, et à l'obscurité pendant la nuit. L'atténuation de la lumière du jour est obtenue à l'aide de toiles faites de tissus à fils épais et à mailles plus ou moins larges. Avec ce dispositif, les fils arrêtant complètement la lumière, et les mailles la laissant passer complètement, l'intensité lumineuse est atténuée sans que la lumière soit modifiée qualitativement. Cette technique m'a paru préférable à celles qui sont utilisées le plus souvent dans les recherches de ce genre et qui sont basées sur l'emploi d'écrans homogènes, dans lesquels une substance quelconque : verre, papier, etc., absorbe partiellement la lumière. Dans ces dernières conditions, en effet, on ne sait pas très exactement quels sont les rayons qui traversent l'écran, et la lumière atténuée avec laquelle on opère peut être modifiée non seulement quantitativement, mais aussi qualitativement.

Les variétés de toiles employées dans mes expériences sont au nombre de quatre. Les tissus diffèrent les uns des autres par l'épaisseur de leurs fils et la largeur de leurs mailles ; ils atténuent diversement la lumière selon la grosseur des fils et la grandeur des mailles.

L'intensité de la lumière qui parvient derrière chacune de ces toiles a été mesurée à l'aide d'un photomètre de Vidal et comparée à celle de la lumière qui traverse une lame de verre de 5 millimètres d'épaisseur. Si l'on représente par β la lumière éclairant une région absolument découverte et exposée aux rayons solaires directs, et par α la lumière absorbée par cette lame de verre, les valeurs des éclairements employés dans mes expériences devront être représentées par :

β-56 α pour les plantes cultivées derrière la toile la plus épaisse.
β-22 α — — — la deuxième toile.
β-16 α — — — la troisième toile.
β-2 α — — — la quatrième toile.
β pour les plantes cultivées à la lumière solaire directe.

Enfin un lot de plantes est cultivé à l'obscurité complète.

Les dispositifs employés sont au nombre de trois ; deux me servent à étudier les premiers stades du développement, le troisième me permet de cultiver les plantes sur lesquelles j'expérimente, jusqu'à la fin de la végétation.

Premier dispositif. — Une charpente en bois, formée par des barres disposées comme les arêtes d'un cube d'un mètre de côté, est recouverte de toile sur cinq de ses faces ; la sixième face repose sur la terre, et sur l'une des cinq faces recouvertes, la toile n'est fixée qu'au moyen d'anneaux arrêtés par des clous, de manière que l'on puisse facilement pénétrer à l'intérieur du cube. Quatre appareils ont été fabriqués d'après ce modèle, chacun étant recouvert par l'une des quatre sortes de toiles mentionnées plus haut. Les quatre châssis ainsi formés sont placés les uns à côté des autres et de manière qu'un espace d'un mètre au moins existe entre chacun d'eux ; de cette façon, l'ombre de chaque châssis n'atteint pas les châssis voisins, au moins pendant la plus grande partie de la journée. Un tube métallique percé de trous nombreux est maintenu à 50 centimètres du sol, et traverse horizontalement toute la ligne de châssis ; l'une des extrémités du tube est fermée tandis que l'autre est en relation avec une prise d'eau. Sous chacun des châssis, est disposée une série de trois cristallisoirs placés sur une planche inclinée ; chacun d'eux est recouvert d'un cristallisoir plus grand, renversé.

Une série de cristallisoirs est également placée à la lumière directe et peut être arrosée, en même temps que les autres, par le tube métallique percé de trous. Une autre enfin est disposée sous un courant d'eau continu, dans une chambre noire hermétiquement close. Les graines sont alors semées sur du coton humide placé au fond des petits cristallisoirs ; ceux-ci sont recouverts des cristallisoirs plus grands renversés ; puis on fait circuler un courant d'eau dans le tube métallique. De cette façon chacun des grands cristallisoirs est arrosé d'une manière continue par l'eau s'écoulant régulièrement par les trous du tube métallique, et la température reste à peu près la même pour les cinq lots de plantes. L'état hygrométrique est égalemen

constant grâce à la présence de coton mouillé dans les cristallisoirs ; les graines germent et les plantules se développent dans une atmosphère saturée d'eau.

Les graines, semées sous les cinq éclairements différents, sont donc placées dans des conditions identiques au point de vue de la température, de l'humidité du sol, et de l'humidité de l'air ; seule la lumière est différente pour chacun des lots.



FIG. 1. — Dispositif employé pour l'étude de l'influence de l'éclairement sur les premiers stades du développement des plantes. — Les numéros indiqués sur chaque appareil correspondent aux éclairements auxquels se développent les plantules cultivées dans ces appareils ; le n° 1, correspondant à l'éclairement 1 ([illegible] a), le n° 2, à l'éclairement 2 ([illegible] a), etc.

La photographie reproduite figure 1 montre ce dispositif. La température a été prise trois fois par jour sous chaque

châssis, à l'aide d'un thermomètre placé à côté des graines, dans l'un des trois cristallisoirs. Le tableau ci-dessous indique quelles ont été ces températures pendant une semaine du mois de juillet; les thermomètres étaient observés le matin à huit heures, à midi, et le soir à sept heures. Nous désignerons, dans la suite de ce Mémoire, les différents éclairements de la manière suivante :

Éclairement 0, correspondant à l'obscurité.
— 1, — l'intensité lumineuse β-57 α (1)
— 2, — — — β-23 α
— 3, — — — β-17 α
— 4, — — — β-3 α
— 5, — — — β-1 α

JOURS ET HEURES	Obscurité	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
12 juillet à 8 heures......	19°	17°	17°	17°,5	18°.5	19°.5
— — 12 —	19°,5	17°,5	17°,5	18°	19°	20°
— — 7 —	14°,6	14°,1	14°.1	14°.5	14°,8	14°.9
13 — 8 —	18°.5	18°	18°	18°,5	18°,5	19°
— — 12 —	21°,5	22°	22°,5	22°,5	22°,5	23°
— — 7 —	15°	15°	15°	15°	15°	15°,5
14 — 8 —	16°	16°	16°	16°	16°.5	17°
— — 12 —	24°,5	25°	25°	25°	25°,5	26°
— 7 —	14°	14°	14°	14°	14°,5	14°,5
15 — 8 —	17°	17°	17°	17°	17°,5	18°
— — 12 —	18°,5	18°,5	18°,5	18°,5	19°	20°
— — 7 —	14°,5	14°,5	14°,5	14°.5	14°,5	15°
16 — 8 —	17°,5	17°	17°	17°	17°,5	18°
— — 12 —	25°	26°	26°	26°	27°	30°
— — 7 —	20°	23°	23°	22°	23°	23°
17 — 8 —	18°	18°,5	18°.5	18°,5	19°	20°
— — 12 —	21°,5	22°	22°	22°	22°	23°
— — 7 —	16°	15°	15°	15°	15°,5	16°
18 — 8 —	16°,5	17°	17°	17°	17°	18°
— — 12 —	19°,5	20°	20°	20°	20°,5	21°
— — 7 —	15°	14°	14°	14°,5	15°	15°

Comme on le voit, la température des cristallisoirs est à pe près la même sous tous les châssis lorsque la températur extérieure est assez basse, mais pendant les heures les pl chaudes de la journée, il y a fréquemment des différences 2° à 4° entre le premier et le dernier éclairement. Cependant température moyenne de la journée dans les différents crista

(1) La lumière qui parvient sur les graines est atténuée par la toile aussi par le cristallisoir renversé dont les parois ont une épaisseur de 5 mi mètres.

lisoirs se rapproche beaucoup de celle de l'air libre, car, dans les cristallisoirs les moins éclairés, si l'échauffement s'effectue plus lentement au début de la journée, le refroidissement s'effectue aussi plus lentement à la fin de la journée.

Toutefois, il m'a semblé nécessaire de contrôler les résultats obtenus dans les recherches entreprises avec cette technique, et, dans ce but, les expériences sur la germination ont été faites parallèlement avec le dispositif qui vient d'être décrit et avec celui dont je vais parler ci-dessous et qui a déjà été utilisé par Lubimenko dans ses recherches relatives à l'influence de la lumière sur la production de la chlorophylle et de la substance sèche chez les végétaux.

Second dispositif. — Les graines sont semées sur du coton humide placé au fond de larges tubes de verre. Les parois de ces tubes sont protégées contre la lumière par un nombre variable de feuilles de papier parchemin, de papier blanc, ou de papier noir. Six tubes sont préparés de cette manière ; le premier est protégé par une feuille de papier noir, le second par 2 feuilles de papier blanc ordinaire, le troisième par 11 feuilles de papier parchemin, le quatrième par 8 feuilles semblables, le cinquième par une feuille, enfin le sixième n'est pas enveloppé, et les graines qu'il contient reçoivent une lumière atténuée seulement par la paroi de verre.

Ainsi que l'a indiqué Lubimenko (1), l'éclairement dans les différents tubes peut être représenté de la manière suivante :

1er tube. — Obscurité
2e tube. — β-53 α (2)
3e tube. — β-28 α
4e tube. — β-17 α
5e tube. — β-3 α
6e tube. — β-α

Les tubes sont fermés en haut, par une lame de verre pour le tube n° 6, et, pour les autres, par une lame semblable mais

(1) Lubimenko, Production de la substance sèche et de la chlorophylle chez les végétaux supérieurs aux différentes intensités lumineuses (*Ann. des sc. nat.*, 1908, p. 321-415).

(2) Les parois de chaque tube avaient 5 millimètres d'épaisseur.
Pour ce dispositif, β représente, non pas la lumière solaire directe, mais la lumière qui atteint les parois extérieures des tubes.

recouverte d'un nombre de feuilles de papier égal au nombre de feuilles protégeant leurs parois.

Les six tubes sont disposés dans une salle, devant une fenêtre qui n'est jamais frappée directement par les rayons solaires. De cette manière, la température reste absolument la même dans tous les tubes (1) ; l'état hygrométrique est identique puisque l'atmosphère est constamment saturée d'eau ; l'éclairement seul est donc différent dans chacun des appareils.

Ce dispositif m'a permis de contrôler les indications recueillies au cours des expériences faites sous les châssis. Il est toutefois nécessaire de remarquer que si les différences entre les diverses intensités lumineuses dans les tubes sont à peu près les mêmes que celles qui existent entre les éclairements sous les châssis, la lumière qui pénètre dans chacun des tubes est toujours inférieure à celle qui pénètre dans chacun des châssis correspondants, car l'ensemble des tubes se trouve protégé contre la lumière directe et ne reçoit jamais l'éclairement total du soleil. Il est également nécessaire de rappeler que le papier modifie la lumière non seulement quantitativement mais très probablement aussi, qualitativement.

Cette première partie de mes recherches ne porte que sur le début du développement des plantes ; les espèces étudiées sont suivies dans ces conditions jusqu'au développement complet des cotylédons ; les observations cessent dès que la gemmule commence à se développer. Pour les espèces à cotylédons hypogés, le développement est suivi jusqu'à l'épanouissement des deux premières feuilles.

Troisième dispositif. — Une technique différente est nécessaire pour étudier l'influence de l'intensité lumineuse sur le développement des plantes depuis le stade de l'épanouissement des cotylédons jusqu'à celui de la maturation des fruits. Cett partie de mes recherches est d'ailleurs de beaucoup la plus importante. Le dispositif employé est le suivant.

La lumière est atténuée par des toiles identiques à celles qui

(1) Les différences les plus grandes qui existaient entre les températures dans tous les tubes n'ont jamais été supérieures à 3 dixièmes de degré.

ont servi à établir les châssis décrits plus haut. Le nombre des éclairements est de cinq.

Éclairement	1	correspondant	à l'intensité	lumineuse	β-56 α
—	2	—	—	—	β-22 α
—	3	—	—	—	β-16 α
—	4	—	—	—	β-2 α
—	5	—	—	—	β

Le développement des plantes à l'obscurité ne dépassant pas les stades étudiés avec les dispositifs précédents, il était inutile de continuer les cultures à l'obscurité dans la suite de cette étude.

Pour établir le troisième dispositif, nécessaire à l'étude du développement complet des plantes en dehors des phases de la germination, il est nécessaire de réunir des conditions identiques à celles qui ont pu être réalisées dans la première partie des expériences; c'est-à-dire que seule l'intensité lumineuse à laquelle les plantes sont exposées doit être différente pour les divers lots; la température et l'état hygrométrique doivent rester semblables sous les cinq éclairements.

Pour parvenir à ce résultat, j'ai fait construire une série de tentes identiques à celle qui est représentée par la figure 2.

Chaque tente a une hauteur de 2^{m},20. Elle est constituée par une charpente en bois, cubique, formée par des barres disposées comme les arêtes d'un cube A. B. C. D. E. F. G. H.

Sur cette charpente de bois est disposée la toile d'épaisseur convenable et de manière que, vers le sommet, les faces latérales du cube restent à découvert sur une hauteur de 40 centimètres; vers le bas, ces mêmes faces restent également à découvert sur une hauteur de 40 centimètres; la partie protégée est donc limitée à la région I. J. K. L. M. N. O. P. Vers le bas, la partie des faces latérales du cube qui n'est pas recouverte de toile, est protégée par un entourage, s'élevant obliquement, ainsi que l'indique la figure, à une hauteur de 55 centimètres.

Il existe entre le cube et cet entourage un espace d'une largeur de 20 centimètres à la base et de 10 centimètres au sommet; cet entourage est complètement recouvert de toile. De cette manière, la partie inférieure des faces latérales du

cube, restée à découvert, est protégée contre les rayons solaires, et la partie supérieure de la toile de l'entourage recouvre même la partie inférieure de la toile du cube sur une longueur de 10 centimètres environ.

Le sommet du cube est surmonté d'une sorte de couvercle



Fig. 2. — Type des appareils employés pour l'étude de l'influence de l'éclairement sur le développement complet des végétaux.

de 55 centimètres de hauteur, constitué par une charpente de bois recouverte de toile sur ses faces latérales ainsi que sur sa face supérieure, à l'exception d'une bande médiane Q. R. S. T. de 1 mètre de largeur.

Enfin, un dernier abri U. V. X. Y. de 1^{m},30 de largeur, placé à 20 centimètres au-dessus de la face supérieure du couvercle, protège la bande restée à découvert.

Ce dispositif a été adopté pour permettre à l'air de circuler dans tous les sens et avec la plus grande facilité possible. Dans ces conditions en effet, l'air circule tout d'abord à travers la toile, et aussi par toutes les ouvertures ménagées autour du cube : à sa base, à son sommet, et enfin au-dessus de son couvercle.

La libre circulation de l'air m'a permis d'obtenir pendant toute la durée des expériences, sous les différentes tentes, un état hygrométrique et une température semblables à ceux de l'atmosphère extérieure.

Au centre de chaque tente, sous un petit abri Z, se trouvent un hygromètre et un thermomètre dont les indications furent relevées trois fois par jour : le matin à huit heures, à midi, et le soir à sept heures. Une porte ménagée sur l'une des faces de chaque tente en permet l'accès facile.

On peut voir que, malgré ces nombreuses ouvertures, en aucun point la lumière ne peut pénétrer directement dans les tentes, les faces tendues de toiles se recouvrant toujours vers leurs extrémités sur une longueur de 15 centimètres environ.

Le champ d'expériences dans lequel sont faites les cultures comprend une bande de terrain (5, Planche VI), exposée à la lumière directe du soleil, et pour laquelle l'intensité lumineuse correspond à l'éclairement n° 5. Une tente (4), ayant la forme décrite plus haut, donne l'éclairement n° 4, la tente 3 correspond à l'éclairement n° 3, la tente 2 à l'éclairement n° 2, et la tente 1 à l'éclairement n° 1.

D'autres tentes beaucoup plus grandes, et bâties sur le même principe, sont placées entre les précédentes et fournissent des éclairements respectivement semblables à ceux des petites tentes voisines.

Ces grandes tentes ont été ajoutées pour permettre d'opérer sur un grand nombre d'individus ; leur hauteur est semblable à celle des petites tentes, mais, tandis que la longueur et la largeur de ces dernières sont toutes deux de 3 mètres, les premières mesurent 8 mètres de longueur sur 3 mètres de largeur.

Les huit tentes sont disposées sur deux lignes, ainsi que l'indique la planche VI ; une distance de 5 mètres sépare les deux lignes, et, dans chaque ligne, un espace de 2 mètres sépare chaque appareil de l'appareil voisin, de manière à éviter que

chacun d'eux porte de l'ombre sur ceux qui l'environnent.

Ainsi que je l'ai dit précédemment, la température et l'état hygrométrique de l'air ont été notés trois fois par jour pendant toute la durée des recherches.

Le tableau suivant indique les différentes températures relevées à la lumière directe et sous les quatre sortes de tentes, pendant une semaine du mois de juin. Cette période a été choisie parce que les variations de température y ont été relativement importantes.

JOURS ET HEURES	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
21 juin à 8 heures....	12°,6	12°,8	12°,8	13°	13°,2
— 12 — ...	19°,6	19°,4	18°,5	18°,8	19°,8
— 7 —	22°,4	22°	21°,3	21°,6	22°,6
22 — 8 — . ..	17°,6	17°,8	17°,8	18°	18°,2
12 —	16°,7	16°,5	16°,2	16°,6	16°,7
— 7 —	17°,2	16°,8	16°,7	17°,1	16°,8
23 — 8 —	13°,5	13°	12°,6	12°,8	12°,8
— 12 —	20°,4	20°,4	20°,5	20°,8	20°,6
— 7 —	13°,7	13°,9	13°,6	13°,9	13°,8
24 — 8 —	14°,7	14°,7	14°,8	14°,8	14°,4
— 12 —	14°,6	14°,2	13°,5	13°,4	13°,8
— 7 —	12°,7	12°,3	12°,5	12°,8	12°,6
25 — 8 —	15°,5	16°	16°	16°,2	16°,4
— 12 —	18°,1	18°,2	18°,4	18°,7	19°,2
— 7 —	13°	12°,4	12°,3	12°,3	12°,3
26 — 8 —	13°,4	13°	13°	13°,5	14°
— 12 —	15°,2	15°	15°	15°,3	15°,6
— 7 —	12°,9	12°,3	12°,1	12°	11°,8
27 — 8 —	17°,4	17°,5	17°	17°,5	17°,5
— 12 —	22°,4	21°,5	20°,6	20°	21°
— 7 —	15°,6	15°,5	15°,3	15°,3	15°,3
28 — 8 —	14°,2	14°	13°,7	13°,8	14°
— 12 —	15°,5	15°,1	15°,2	15°,6	16°,2
— 7 —	11°,6	11°,4	11°,2	11°,4	10°,8

Du 21 au 29 juin, la différence la plus grande qui ait été constatée entre les températures sous les divers éclairements fut de 1°,5. Jamais cette différence n'a atteint 2°, pendant toute la durée des cultures ; on voit donc que les températures prises aux mêmes heures de la journée sous les divers éclairements

sont très voisines les unes des autres. Mais si l'on considère la température moyenne de la journée, on peut voir que les différences sont beaucoup plus faibles encore ; le tableau suivant indique les moyennes des températures prises au cours de chaque semaine pendant les mois de mai et juin.

MOIS	SEMAINES	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
Mai.......	du 1er au 7.	16°,8	16°,6	16°,7	16°,9	17°
—.......	— 8 — 14.	15°,1	14°,9	14°,9	14°,7	15°,2
—	— 15 — 21.	16°,5	16°,4	16°,3	16°,6	16°,9
—.......	— 22 — 31.	15°,1	15°	14°,7	15°	14°,4
Juin	du 1er au 7.	22°,8	23°	22°,7	23°,1	23°,2
—	— 8 — 14	13°,5	13°,1	13°	13°,1	13°,1
—	— 15 — 21.	17°,4	17°,4	17°,1	17°,2	17°,5
—	— 22 — 30.	15°	14°,9	14°,9	15°,1	15°,2

Les plus grandes variations constatées dans la température moyenne, en passant d'un éclairement à un autre, n'ont pas dépassé 0°,7 pendant toute cette période. Nous venons de voir que les différences peuvent aller jusqu'à 1°,5 si l'on considère la température sous les diverses tentes aux mêmes moments de la journée ; mais l'échauffement au début de la journée et le refroidissement à la fin, s'effectuant, sous les tentes, un peu plus lentement qu'à l'air libre, la moyenne des températures, pour une journée, devient presque identique à l'air libre et sous les quatre sortes de tentes. D'ailleurs on peut voir, dans le tableau ci-dessous, comment s'établit l'équilibre de température au cours d'une journée, sous les cinq éclairements.

La température a été prise toutes les heures sous chaque tente et à l'air libre.

Nous venons de voir que le dispositif employé dans mes recherches m'a permis de réaliser des températures égales dans l'atmosphère des différentes tentes utilisées, ainsi qu'à l'air libre ; mais, outre la température de l'air, il faut aussi considérer celle du sol. Or, suivant que la radiation qui vient frapper la terre est plus ou moins atténuée, la surface du sol s'échauffe plus ou moins.

En prenant la température du sol à plusieurs reprises, au cours de la journée, sous les cinq éclairements, j'ai constaté

HEURES DE LA JOURNÉE	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
6 heures (matin)......	8°,6	8°	8°,2	8°,6	8°,6
7 — —	9°,4	9°,4	9°,3	9°,4	9°,2
8 — —	11°,7	11°,6	10°,7	12°,3	11°,4
9 — —	13°,4	13°,1	13°	13°,1	14°
10 — —	14°,7	14°,1	14°,7	15°,1	15°,8
11 — —	13°,5	13°,2	13°,5	13°,7	13°,8
12 — —	12°,6	12°	12°,5	12°,6	12°,7
1 — (soir).........	12°,6	12°,7	12°,9	13°,1	13°,2
2 — —	12°,6	12°,7	12°,8	13°	13°,2
3 — —	12°,4	12°,5	12°,8	12°,8	12°,6
4 — —	11°,5	11°,4	11°,8	11°,8	11°,8
5 — —	9°,7	9°,7	9°,7	10°	8°
6 — —	10°,2	10°	10°,3	10°,4	10°,2
7 — —	8°,6	8°,3	8°,4	8°,4	8°,2
Températures moyennes de la journée..	11°,5	11°,3	11°,4	11°,7	11°,7

des différences pouvant atteindre 8°. Lorsque les plantes sont très jeunes et que leurs racines sont peu développées, ces variations de la température du sol, suivant l'éclairement, ont certainement une influence notable sur le développement ; c'est pour cette raison que j'ai utilisé deux dispositifs particuliers pour étudier les premières phases de la végétation. Dans ces deux dispositifs, décrits précédemment (cultures dans des cristallisoirs refroidis par un courant d'eau et cultures en tubes), les graines d'abord, et les jeunes plantes ensuite, sont soumises à des températures semblables sous les cinq éclairements et à l'obscurité. J'ai donc pu étudier ainsi l'action de l'intensité lumineuse sur la germination, et suivre les jeunes plantes jusqu'à l'épanouissement des cotylédons, sans que la variation de température du sol pût intervenir. Les mêmes plantes ayant été cultivées en même temps dans les tubes, dans les cristallisoirs refroidis, et sous les grandes tentes, l'étude des stades jeunes n'a été faite que dans les deux premiers de ces dispositifs ; les plantes qui croissaient sous les grandes tentes n'ont pas été étudiées à ces stades ; on n'a tenu compte de leur développement qu'à partir du moment où les cotylédons (ou, les deux premières feuilles pour les espèces à cotylédons hypogés), étant complètement étalés, la température de la sur-

face du sol ne jouait plus qu'un rôle très faible dans le développement.

JOURS ET HEURES	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
12 Juin à 8 heures..	90	91	93	98	100
— — 12 — ..	90	80	89	84	82
— — 7 — ..	88	91	94	100	103
13 — 8 — ..	84	84	86	93	92
— — 12 — ..	67	63	62	67	67
— — 7 — ..	92	92	96	101	105
14 — 8 — ..	65	64	66	72	66
— — 12 — ..	63	61	64	70	67
— — 7 — ..	80	79	82	89	90
15 — 8 — ..	82	80	80	82	80
— — 12 — ..	92	76	71	76	70
— — 7 — ..	86	86	90	96	100
16 — 8 — ..	90	89	93	98	98
— — 12 — ..	92	77	82	87	85
— — 7 — ..	89	88	92	98	99
17 — 8 — ..	93	91	96	102	102
— — 12 — ..	89	86	91	97	95
— — 7 — ..	82	81	82	88	89
18 — 8 — ..	87	86	88	93	92
— — 12 — ..	74	71	73	80	76
— — 7 — ..	82	81	84	91	92

L'état hygrométrique de l'air est resté sensiblement égal sous les divers éclairements. Le tableau ci-dessus renferme les indications données par les cinq hygromètres au cours d'une semaine, du 12 au 19 juin, les observations étant faites trois fois par jour : à huit heures, à midi, et à sept heures.

On voit que l'état hygrométrique présente parfois des différences assez grandes dans les diverses tentes; mais ces variations dans la teneur en eau de l'air ne suivent pas de loi déterminée; tantôt c'est à l'éclairement n° 5 que l'air est le plus humide, tantôt c'est sous la tente correspondant à l'éclairement n° 1. D'ailleurs, l'état hygrométrique varie, à l'air libre, dans de grandes proportions ; deux hygromètres placés dans un champ, à 10 mètres d'intervalle, donnent des indications très différentes, quoique l'éclairement, la température, l'abondance

de végétation soient semblables de part et d'autre. Chacun des hygromètres varie dans des sens divers suivant la nature des couches d'air au niveau desquelles il se trouve et suivant les modifications apportées par le vent dans la disposition de ces couches.

Si l'on considère l'état hygrométrique moyen pendant une journée ou pendant une semaine, on voit d'ailleurs que les différences, sous les cinq éclairements, sont peu considérables; on peut encore observer dans ce cas, que les variations se font dans des sens divers et non parallèlement à l'augmentation ou à la diminution de l'éclairement.

Le tableau ci-dessous indique la moyenne de l'état hygrométrique de l'air pendant chaque semaine des mois de mai et de juin.

MOIS	SEMAINES	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
Mai........	du 1er au 7..	60	55	53	54	53
—........	— 8 — 14..	71	62	59	61	59
—........	— 15 — 21..	75	73	71	73	73
—........	— 22 — 31..	89	87	95	91	93
Juin.......	du 1er au 7..	77	74	75	79	79
—	— 8 — 14..	85	83	87	91	91
—	— 15 — 21..	84	79	81	87	86
—	— 22 — 30..	88	87	92	97	97

Pour obtenir un état hygrométrique du sol qui soit le même à tous les éclairements, les différents lots de plantes sont arrosés chaque matin avec une quantité d'eau égale.

En recueillant trois fois par jour les indications données par les hygromètres et par les thermomètres, j'ai noté aux différents moments de la journée quel était l'état de l'atmosphère. A la fin de chaque journée, je calculai le temps pendant lequel le ciel était resté clair. Le rapport entre le nombre des journées ensoleillées et le nombre total des jours contenus dans chaque mois a été :

Pendant le mois	d'avril,	20	journées claires sur	30...	0,66
—	de mai,	20	—	31...	0,64
—	de juin,	11	—	30...	0,36
—	de juillet,	8	—	31...	0,26
—	d'août,	18	—	31...	0,58

Les espèces sur lesquelles ont porté les expériences sont :

1° Plantes vivant dans la nature à une lumière solaire d'intensité moyenne.

Triticum vulgare; Mercurialis annua; Raphanus sativus; Pisum sativum; Tropæolum majus; Saponaria officinalis; Amarantus retroflexus; Solanum tuberosum cultivé en partant des tubercules.

2° Plantes vivant dans la nature à une intensité lumineuse très forte.

Salsola Kali; Atriplex crassifolia.

3° Plante vivant dans la nature à une intensité lumineuse faible.

Teucrium Scorodonia.

Toutes les graines ont été semées le 9 avril 1909, sous chacun des cinq éclairements et à l'obscurité.

La marche générale des recherches a été la suivante :

Un lot de plantes a été semé :

1° Dans chacun des six tubes;

2° Dans les cristallisoirs placés sous chacune des quatre petites tentes, à l'obscurité et à l'air libre;

3° A chacun des éclairements obtenus au moyen des grandes tentes, et à l'air libre.

Dans les tubes et dans les cristallisoirs, les graines étant placées sur du coton humide, sont exposées à des lumières qui varient suivant l'épaisseur du papier enveloppant les tubes ou des toiles protégeant les cristallisoirs. Les cultures sont observées chaque jour, et des échantillons sont prélevés pour l'étude du poids sec et du poids frais, de la morphologie et de l'anatomie des plantes. Dans chaque prélèvement, j'ai pris vingt individus parmi lesquels j'ai choisi sept échantillons moyens, cinq pour le poids sec et le poids frais, un pour l'étude morphologique et un pour l'étude anatomique. Dans les grandes tentes, les graines sont semées normalement, c'est-à-dire qu'une légère couche de terre les recouvre : par conséquent, la différence d'éclairement ne se fait pas sentir au moment de la germination. La culture dans les grandes tentes a donc pour but l'étude des stades qui suivent la germination;

toutes les graines d'une même espèce germent en même temps sous toutes ces tentes et à l'air libre.

Les plantes ont été étudiées au point de vue de leur développement, aux cinq éclairements, et les différences qu'elles présentaient dans leur rapidité de croissance ont été notées, et seront indiquées dans le chapitre qui traite du développement général. Les plantes n'atteignant pas chacun des divers stades en même temps sous tous les éclairements, la récolte des échantillons (nécessaires à la détermination du poids sec, du poids frais, de la teneur en eau, et aux observations sur la morphologie), n'a pu être faite le même jour sous les cinq éclairements; j'ai attendu, pour faire cette récolte dans les différents lots, que les plantes y fussent arrivées au stade dont je m'occupais.

Dans l'exposé des résultats obtenus, j'envisagerai successivement l'influence de l'intensité lumineuse sur :

1° La production de substance sèche;

2° La production de substance fraîche;

3° La teneur en eau des tissus;

4° Le développement général et la morphologie;

me réservant de faire connaître ultérieurement les résultats de mes recherches sur les modifications apportées par la différence d'éclairement dans l'anatomie des plantes étudiées.

III. — EXPOSÉ DES RÉSULTATS.

1. Influence de l'éclairement sur la production de substance sèche.

La détermination du poids sec a toujours été faite sur cinq individus moyens choisis parmi vingt plantes récoltées dans chaque lot. Les racines des plantes récoltées sont débarrassées de la terre qu'elles portent, au moyen d'un pinceau. Les parties souterraines sont séparées des parties aériennes, et les organes composant les différents lots sont ensuite coupés en fragments très petits et enfermés dans des flacons en verre mince dits flacons à tare, dont le poids a été déterminé préalablement; ces flacons sont immédiatement pesés pour la détermination du poids frais, puis ils sont portés à l'étuve à 105° où ils sont main-

tenus jusqu'à ce que toute l'eau soit évaporée et que le poids des flacons soit devenu constant ; le temps nécessaire pour obtenir ce résultat varie entre trente-six et soixante-douze heures suivant la quantité de substance contenue dans les flacons.

La détermination du poids sec est faite sur les plantes cultivées aux divers éclairements et récoltées au moment où elles sont arrivées à un stade déterminé comme je l'ai déjà indiqué. Le plus souvent, ce stade n'est pas atteint le même jour par les individus cultivés sous tous les éclairements ; les plantes sont donc récoltées à des jours différents et à mesure qu'elles atteignent le stade. Quelques rares exceptions ont été faites pour les plantes cultivées aux éclairements très faibles et dont le développement s'arrêtait entre deux des stades étudiés. Ces exceptions sont d'ailleurs indiquées en note pour chaque plante.

1° *Triticum vulgare*.

Le Blé sur lequel ont porté ces expériences est désigné dans le commerce sous le nom de Blé Chiddam de mars. La détermination du poids sec a été faite, sur cette plante, aux cinq stades suivants de son développement :

1° Plante ayant une seule feuille développée ;
2° Plante ayant cinq feuilles développées ;
3° Plante en fleurs ;
4° Plante en fruits ;
5° Plante flétrie.

Le tableau ci-dessous résume les résultats obtenus dans la détermination du poids sec, chez le Blé cultivé aux différents éclairements.

Le poids moyen d'une graine sèche, déterminé d'après le poids de 100 graines, était 0,024.

Au premier stade étudié, les plantules ont leur poids sec maximum à l'éclairement 2. Mais à ce stade peu avancé il n'y a eu, sous aucun éclairement, de gain en substance sèche ; le poids de chaque plantule a baissé au contraire, au cours de la germination, et la perte de substance sèche a été à peu près la même sous les différents éclairements. Il semble y avoir pourtant un minimum de perte à l'éclairement 2, la quantité

Variation de la quantité de substance sèche chez le *Triticum vulgare* au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

Dates des récoltes.	STADES DU DÉVELOPPEMENT	ORGANES	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
19 avril	Une seule feuille développée..........	Plantes entières.	0,020	**0,021**	0,018	0,019	0,017
24 mai	5 feuilles développées.	Tiges et feuilles.	0,015	0,083	0,081	**0,154**	0,103
		Racines........	0,005	0,008	0,010	**0,020**	0,010
		Plantes entières.	0,020	0,091	0,091	**0,174**	0,113
4 au 6 juil.	Plantes en fleurs....	Tiges, feuilles et inflorescences.	+ (1)	0,207	0,648	**1,417**	0,529
		Racines........	+	0,007	0,075	**0,195**	0,091
		Plantes entières.	+	0,214	0,723	**1,612**	0,620
25 au 28 juil.	Plantes en fruits....	Tiges et feuilles.	+	0,393 (2)	1,192	**3,186**	2,075
		Épis...........	+	0,000	0,069	0,333	**0,488**
		Racines.	+	0,005	0,284	**0,994**	0,612
		Plantes entières.	+	0,398	1,345	**4,513**	3,175
27 août au 11 septemb.	Plantes flétries......	Tiges et feuilles.	+	+	0,662	**3,049**	1,212
		Racines........	+	+	0,021	**0,734**	0,135
		Plantes entières.	+	+	0,683	**3.783**	1,347

de substance sèche absolue constituant chaque plantule, devenant de plus en plus faible d'une part à mesure que l'intensité lumineuse diminue, et d'autre part à mesure qu'elle augmente.

Au deuxième stade, les plantes cultivées à l'éclairement 1 ont un poids sec semblable à celui qu'elles avaient déjà au stade précédent. Leurs feuilles sont cependant très riches en pigment vert ; il faut en conclure qu'à cet éclairement les jeunes plantes n'assimilent que très faiblement ; l'assimilation est seulement assez intense pour remplacer les pertes de substance résultant de la respiration. A ce stade du développement du Blé, l'optimum lumineux pour la production de la substance sèche

(1) Les signes + indiquent que les déterminations de poids secs n'ont pu être faites parce que les individus avaient cessé de se développer et étaient morts avant d'arriver au stade considéré. Les chiffres indiqués en caractères gras représentent les maxima.

(2) Sous cet éclairement, le Blé n'a jamais atteint le stade 4 ; il a été récolté en même temps que ceux qui l'avaient atteint aux éclairements plus intenses, de manière qu'on puisse comparer les augmentations du poids frais sous les différentes intensités lumineuses.

est représenté par l'éclairement 4, aussi bien pour ce qui concerne la plante entière que pour la racine ou pour l'ensemble des tiges et feuilles. A partir du stade 2, le Blé cesse de se développer à l'éclairement 1, et meurt au moment où la floraison a lieu sous les intensités lumineuses fortes.

Au troisième stade étudié, qui est celui de la floraison,

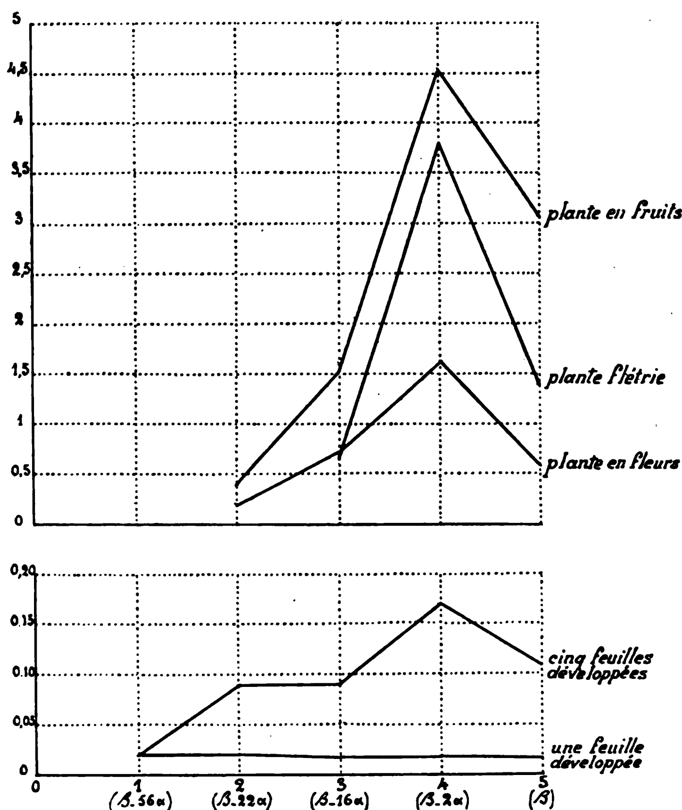


Fig. 3. — Courbes représentant les variations de la quantité de substance sèche chez le *Triticum vulgare*, au cours de son développement, à des intensités lumineuses différentes.

l'optimum lumineux correspond encore à l'éclairement 4 pour la production de la substance sèche constituant ou la plante entière, ou l'ensemble de la tige et des feuilles, ou seulement la racine.

Au stade 4 (époque de la maturation des fruits) l'optimum est encore représenté par l'éclairement 4 aux différents points de vue

cités plus haut ; mais il n'en va pas de même pour la production de la substance sèche constituant les fruits. Le poids sec des fruits atteint son maximum à l'éclairement 5 ; l'optimum lumineux, pour la formation de la substance sèche des fruits du Blé est donc représenté par une intensité lumineuse égale ou supérieure à celle de la lumière solaire directe.

Enfin lorsque les plantes se sont complètement desséchées et que les fruits sont tombés, la quantité de substance sèche constituant la racine, ou l'ensemble de la tige et des feuilles, ou la plante entière, atteint encore son maximum à l'éclairement 4.

En résumé, chez le Blé, l'optimum lumineux pour le poids sec absolu considéré aux différents stades du développement, aussi bien que pour la production de la substance sèche constituant la plante entière, la racine, ou l'ensemble de la tige et des feuilles, correspond à une lumière faiblement atténuée et reste constant pendant tout le cours du développement.

Seul, le poids sec des fruits est plus élevé chez les individus cultivés à la lumière solaire directe.

En portant en abscisses les différents éclairements (1), et en ordonnées les quantités de substance sèche correspondant à chaque période de la végétation, j'ai construit les courbes figurées ci-dessus ; ces courbes permettent de juger de l'influence exercée par l'éclairement sur le poids sec du Blé, aux différents stades du développement.

2° *Mercurialis annua*.

La détermination de la quantité de substance sèche a été faite

(1) Pour toutes les courbes figurées dans ce Mémoire, ce ne sont pas les différentes quantités de lumière reçues par les plantes pendant un temps donné, qui sont portées en abscisses; il eût été presque impossible de déterminer exactement ces quantités, l'intensité de la radiation solaire variant continuellement au cours de chaque journée et suivant l'époque de l'année; la connaissance de ces quantités n'eût d'ailleurs présenté qu'un faible intérêt pour le sujet traité ici. Les chiffres 0, 1, 2, 3, 4, 5, portés en abscisses, correspondent à des éclairements d'intensité différente ; les distances laissées entre chacun d'eux sont égales entre elles, mais ne sont pas proportionnelles aux quantités de lumière reçues par les plantes cultivées sous ces éclairements. Chaque chiffre sert seulement à indiquer que l'éclairement qu'il représente est plus intense que celui qui est représenté par un chiffre moins élevé et moins intense que celui qui correspond à un chiffre plus élevé.

aux quatre stades suivants du développement du *Mercurialis annua* :

1° Plante dont la tige principale porte huit feuilles.

2° Plante en fleurs.

3° Plante en fruits.

4° Plante flétrie.

A partir du stade de la floraison, la détermination de la quantité de substance sèche a porté sur des individus mâles et sur des individus femelles récoltés sous les différents éclairements.

Le tableau ci-dessous résume les résultats obtenus. Le poids

Variation de la quantité de substance sèche chez le *Mercurialis annua* au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

Dates des récoltes.	Stades du développement	Organes		Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
21 mai au 23 juin	Plantes à 8 feuilles.		Tiges et feuilles	0,021	0,082	0,097	**0,134**	0,052
			Racines	0,003	0,008	0,019	**0,022**	0,013
			Plantes entières	0,024	0,090	0,116	**0,156**	0,065
17 juin au 26 août	Plantes en fleurs.	Individus mâles.	Tiges, feuilles, fleurs	0,27	0,51	0,59	1,35	**1,79**
			Racines	0,02	0,06	0,09	0,17	**0,38**
			Plantes entières	0,29	0,57	0,68	1,52	**2,17**
		Individus femelles.	Tiges, feuilles, fleurs	0,24	0,76	0,82	**1,67**	**1,64**
			Racines	0,02	0,09	0,20	0,23	**0,30**
			Plantes entières	0,26	0,85	1,02	**1,90**	**1,94**
5 août au 11 oct.	Plantes en fruits.	Individus mâles.	Tiges, feuilles, fleurs	0,26	8,82	11,94	10,62	**16,29**
			Racines	0,04	0,57	0,64	0,57	**1,76**
			Plantes entières	0,30	9,39	12,58	11,19	**18,05**
		Individus femelles.	Tiges, feuilles, fruits	0,26	11,06	15,99	33,45	**42,20**
			Racines	0,02	0,61	1,04	3,15	**4,30**
			Plantes entières	0,28	11,67	17,03	36,60	**46,23**
28 août au 3 novemb.	Fin de la végétation.	Individus mâles.	Tiges, feuilles, fleurs	0,29	9,08	11,74	12,40	**23,56**
			Racines	0,04	0,47	0,76	0,88	**1,66**
			Plantes entières	0,33	9,55	12,50	13,28	**25,22**
		Individus femelles.	Tiges, feuilles, fruits	0,36	21,46	21,94	36,61	**42,98**
			Racines	0,03	0,88	0,93	1,96	**2,76**
			Plantes entières	0,39	22,34	22,87	38,57	**45,74**

sec moyen d'une graine de Mercuriale, calculé d'après le poids de 100 graines, était 0gr,021.

Parmi les plantes que j'ai étudiées, la Mercuriale est la seule qui ait atteint le stade de la fructification à l'éclairement 1.

Au moment où les plantes ont huit feuilles développées, elles présentent leur maximum de substance sèche à l'éclairement 4 ; cette supériorité dans la production de la matière sèche à l'intensité lumineuse 4, intéresse aussi bien la partie aérienne que la partie souterraine des plantes.

A l'époque de la floraison, l'optimum lumineux pour la production de la matière sèche, aussi bien chez les individus mâles que chez les femelles, correspond à un éclairement égal ou supérieur à celui de la lumière solaire directe. Ceci est vrai pour les plantes entières aussi bien que pour leurs différentes parties prises en particulier (racines d'une part, ensemble des tiges, des feuilles et des fleurs d'autre part). En général, les pieds femelles renferment plus de substance sèche que les mâles. Le tableau ci-dessous indique les rapports des poids de la substance sèche chez les pieds femelles aux poids de cette substance chez les pieds mâles.

On voit que le rapport croît depuis les éclairements les plus faibles jusqu'à une certaine intensité lumineuse qui correspond à la lumière solaire légèrement atténuée. A ce dernier éclairement la différence entre le poids des pieds mâles et celui des pieds femelles est donc plus grande qu'à toute autre intensité lumineuse.

Depuis le stade de la floraison jusqu'à la fin de la période

STADES	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
2e stade..........	0,89	1,49	**1,5**	1,25	0,89
3e stade..........	0,93	1,24	1,35	**3,27**	2,56
4e stade..........	1,28	2,33	1,82	**2,90**	1,81

végétative, la substance sèche constituant la Mercuriale atteint toujours son maximum à l'éclairement 5. Mais si, au lieu d'envisager le poids sec absolu aux divers stades du développement, on considère l'augmentation de la substance sèche ayant eu lieu à chaque stade depuis le stade précédent, on voit que l'optimum

lumineux pour cette augmentation est représenté par l'éclairement 4 au début du développement, par l'éclairement 5 ensuite, et par l'éclairement 2 à la fin de la période végétative.

En résumé, la quantité de substance sèche constituant la Mercuriale est plus grande chez les pieds femelles que chez les pieds mâles ; la différence existe d'une manière générale à tous les stades du développement et à tous les éclairements, mais elle présente un maximum à la lumière solaire faiblement atténuée (éclairements 3-4).

Pour les pieds mâles comme pour les pieds femelles, l'intensité lumineuse à laquelle le poids sec atteint son maximum est représentée par l'éclairement 4 au début du développement ; cet optimum se déplace ensuite et correspond pour tout le reste de la vie de la plante à une intensité lumineuse égale ou supérieure à celle de la lumière solaire directe.

Quant à l'optimum lumineux pour l'augmentation de la substance sèche, il est représenté par l'éclairement 4, au début du développement, par un éclairement égal ou supérieur à celui de la lumière solaire directe ensuite, et par l'intensité lumineuse 2 à la fin de la période végétative. Cet abaissement de l'optimum pour la production de la substance sèche à la fin de la végétation, est dû à ce que les plantes qui se développent à un éclairement intense forment à ce moment une grande quantité de fleurs et de fruits ; leur appareil foliaire augmente peu pendant cette période du développement. Les plantes qui croissent à un éclairement plus faible forment beaucoup moins de fleurs, mais produisent, par contre, des rameaux et des feuilles nouvelles en grande quantité. De cette manière, la surface assimilatrice est augmentée chez les plantes cultivées à la lumière atténuée ; en outre, l'énergie assimilatrice des organes nouvellement formés est très grande ; il en résulte chez ces plantes une production très active de substance sèche, tandis que cette production est faible chez les individus développés à une lumière plus intense.

Il est intéressant de noter qu'à un éclairement très faible (éclairement 1) la Mercuriale a pu assimiler assez activement pour constituer une quantité de substance sèche relativement

importante. Le poids sec d'une graine étant 0gr,021, celui d'une plante en fruits développée à l'éclairement 1 étant 0gr,390, cette plante a donc fabriqué 0gr,369 de matière sèche à cette lumière très faible, dans laquelle la plupart des autres plantes étudiées mouraient après avoir épuisé les réserves de leur graine.

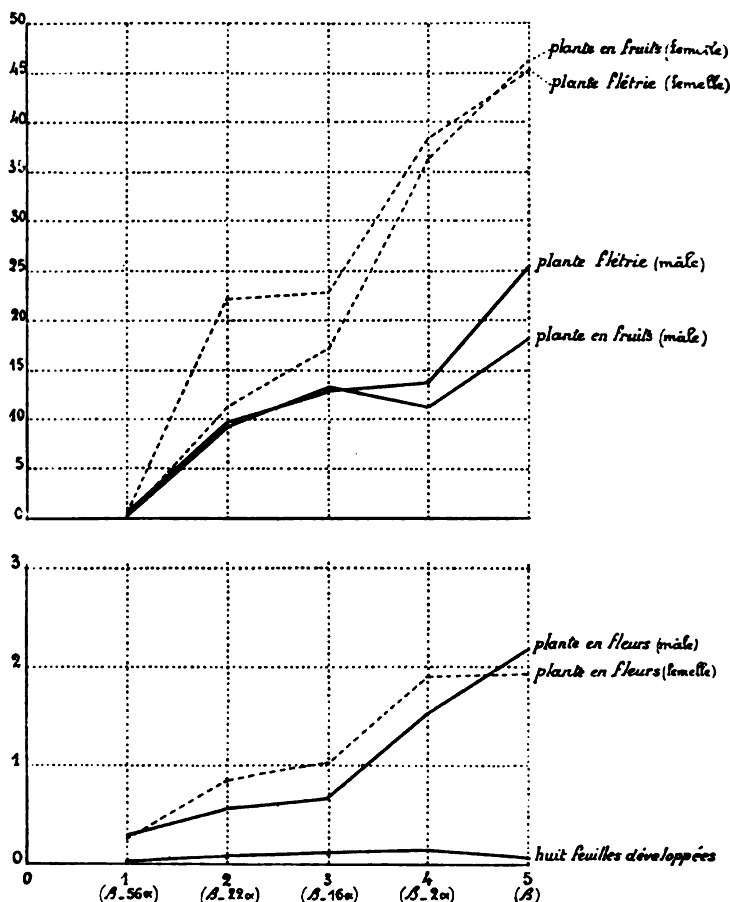


Fig. 4. — Courbes représentant les variations de la quantité de substance sèche chez le *Mercurialis annua*, au cours de son développement, à des intensités lumineuses différentes (les lignes pointillées se rapportent aux pieds femelles).

Les courbes ci-dessus résument les variations de la quantité de substance sèche, subies au cours de leur développement par les Mercuriales cultivées aux différents éclairements.

3° *Raphanus sativus*.

La détermination du poids sec a été faite sur le Radis aux six stades suivants de son développement.

1° Plantule ayant ses cotylédons étalés, et laissant voir entre eux le bourgeon terminal d'une longueur de 2 millimètres.

2° Plante ayant quatre feuilles développées.

3° Début de la floraison.

4° Floraison.

5° Fin de la floraison.

6° Fruits mûrs.

Le tableau suivant résume les résultats obtenus. Le poids moyen d'une graine, déterminé d'après le poids de 100 graines, était 0gr,0084.

Variation de la quantité de substance sèche chez le *Raphanus sativus* au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

Dates des récoltes.	STADES DU DÉVELOPPEMENT.	ORGANES	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
19 avril.	Cotylédons étalés....	Plantes entières......	0,010	**0,015**	0,014	0,012	0,009
8 mai.	4 feuilles développées.	Tiges et feuilles......	+	0,13	**0,20**	**0,21**	0,15
		Tubercules et racines.	+	0,01	0,04	0,05	**0,06**
		Plantes entières......	+	0,14	**0,24**	**0,26**	0,21
13 juin.	Début de la floraison.	Tiges et feuilles......	+	0,99	1,99	**4,04**	1,87
		Tubercules et racines.	+	0,10	0,74	1,14	**1,29**
		Plantes entières......	+	1,09	2,73	**5,18**	3,16
24 juin au 7 juil.	Plantes en fleurs....	Tiges, feuilles, fleurs.	+	3,97	4,83	**11,55**	8,40
		Tubercules et racines.	+	0,26	0,68	2,00	**3,62**
		Plantes entières......	+	4,23	5,51	**13,55**	12,02
5 au 24 août.	Fin de la floraison...	Tiges, feuilles, fleurs et jeunes fruits....	+	5,90	11,70	**11,38**	**11,72**
		Tubercules et racines.	+	0,36	1,07	2,35	**2,27**
		Plantes entières......	+	6,26	12,77	**13,73**	**13,99**
27 août au 11 oct.	Fruits mûrs.	Tiges et feuilles......	+	2,94	9,07	**10,51**	**10,24**
		Fruits......	+	0,07	0,88	**2,17**	**2,15**
		Tubercules et racines.	+	0,13	0,70	1,33	**1,99**
		Plantes entières......	+	3,14	10,65	**14,01**	**14,38**

Au premier stade du développement le gain en substance sèche est très faible ; il est à peu près nul dans les éclairements extrêmes 1 et 5 et atteint son maximum en 2.

Les Radis développés en 1 n'atteignent jamais le second stade de leur développement (quatre feuilles développées) ; après avoir produit deux feuilles mal constituées, ils cessent généralement de croître et meurent.

Au deuxième stade, l'optimum lumineux pour le poids de la substance sèche constituant la partie aérienne des plantes correspond à l'éclairement 3-4. Il n'en est pas de même pour le poids sec du tubercule qui présente son maximum en 5.

Aux stades 3 et 4, l'optimum lumineux se maintient en 4 pour le poids sec de la partie aérienne du Radis et en 5 pour celui du tubercule.

Aux stades 5 et 6, la quantité de substance sèche constituant la partie aérienne et la partie souterraine est à peu près la même aux éclairements 4 et 5. Le poids sec des fruits est identique, à ces deux intensités lumineuses ; il est beaucoup plus faible à l'éclairement 3 et à peu près nul à l'éclairement 2.

En résumé, si l'on considère le poids sec du Radis, aux différents stades du développement, on voit que la lumière à laquelle il atteint son maximum correspond à l'éclairement 2 au début du développement ; l'optimum lumineux se déplace ensuite vers une intensité lumineuse plus forte et se trouve successivement représenté par l'éclairement 4 aux stades 2, 3 et 4, et par l'éclairement 4-5 aux stades 5 et 6. Quant à l'optimum pour l'*augmentation* de la substance sèche, il subit des variations à peu près semblables à celles de l'optimum pour le poids sec absolu ; la courbe qui figure ses variations présente seulement une ascension un peu plus rapide ; elle passe par les éclairements 2 et 4, reste à cette dernière intensité lumineuse pendant deux stades seulement et atteint ensuite l'éclairement 5, auquel elle se maintient jusqu'au dernier stade.

Le poids sec du tubercule de Radis est toujours plus élevé à la lumière solaire directe. Celui des fruits est à peu près semblable aux éclairements 4 et 5.

Les résultats concernant la variation du poids sec, aux

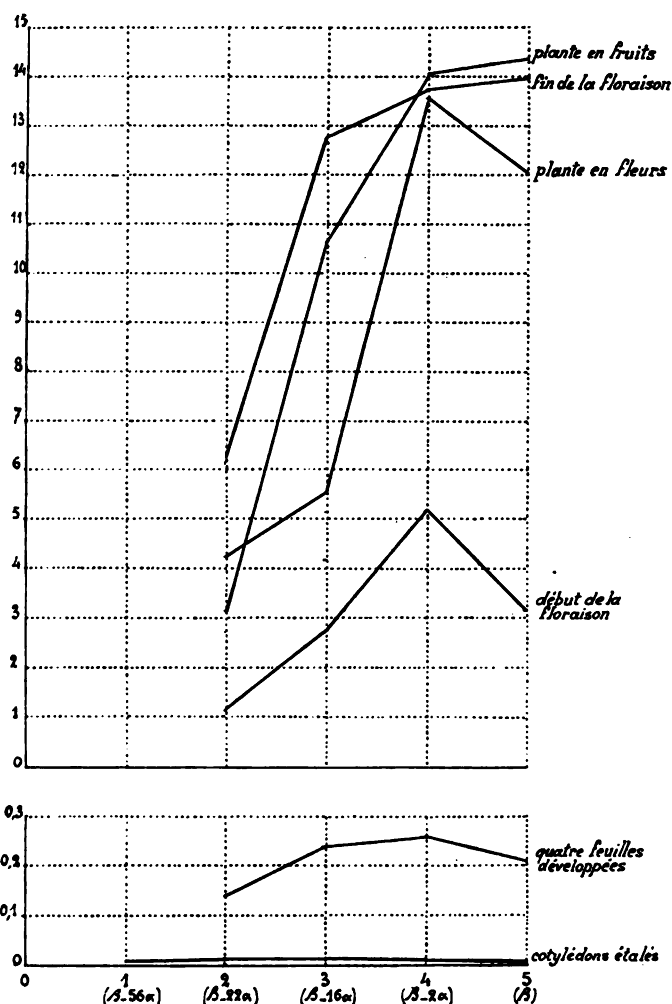


Fig. 5. — Courbes représentant les variations de la quantité de substance sèche chez le *Raphanus sativus*, au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

différents stades du développement du Radis, sont résumés dans les courbes ci-contre.

4° *Pisum sativum.*

La détermination du poids sec a été faite aux quatre stades suivants du développement du Pois:

1° Deuxième feuille complètement étalée.
2° Plante dont la tige principale porte six feuilles.
3° Floraison.
4° Fruits mûrs.

Le tableau ci-dessous résume les résultats obtenus.

Variation de la quantité de substance sèche chez le *Pisum sativum* au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

Dates des récoltes.	STADES DU DÉVELOPPEMENT	ORGANES	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
22 avril.	2 feuilles développées..	Plantes entières...	0,112	**0,139**	0,133	0,120	0,111
9 mai.	6 feuilles développées..	Tiges et feuilles...	0,044	0,183	**0,238**	**0,230**	0,201
		Racines	0,019	0,062	0,101	0,100	**0,108**
		Plantes entières...	0,063	0,245	**0,339**	**0,330**	0,309
15 au 20 juin	Floraison	Tiges, feuilles et fleurs..........	0,23 (1)	1,70	4,9	**5,6**	**5,7**
		Racines	0,02	0,10	0,3	0,2	**0,5**
		Plantes entières...	0,25	1,80	5,2	**5,8**	**6,2**
29 au 31 juillet.	Fruits mûrs..	Tiges et feuilles...	+	1,04	2,70	**8,7**	**8,3**
		Racines	+	0,11	0,17	0,3	**1,3**
		Fruits: Péricarpes.	+	0,15	0,60	1,1	**1,6**
		Fruits: Graines ...	+	0,18	2,40	3,3	**4,5**
		Plantes entières...	+	1,48	5,87	13,4	**15,7**

Le poids moyen d'une graine, déterminé d'après le poids d[illegible]e 100 graines était 0gr,1493.

Nous constatons, au premier stade du développement du Pois, une perte dans la quantité de substance sèche constituant chaque plantule, le poids sec de chaque graine semée étant 0gr,1493 et celui de chaque plante, récoltée au moment où la deuxième feuille est complètement développée, étant inférieur à 0gr,1493.

Comme pour le Blé, il existe un minimum de perte à l'éclairement 2. En rapprochant les résultats obtenus pour le Pois [illegible]

(1) Les Pois cultivés à cet éclairement n'ont jamais fleuri ; ils commençaient à dépérir au moment où ceux qui se développaient à des lumières plus intenses atteignaient le stade de la floraison. Ces Pois ont cependant été récoltés à ce moment, quoiqu'ils n'aient pas atteint le stade, et le poids sec en a été déterminé pour qu'il soit possible de comparer l'augmentation de la quantité de substance sèche ayant eu lieu sous un faible éclairement avec celle qui s'est produite pendant le même temps sous les autres éclairements.

le Blé de ceux qui viennent d'être exposés pour le Radis, il est permis de conclure que cette différence dans la perte subie au début de leur développement par les plantes cultivées à divers éclairements est due à la différence d'activité de l'assimilation suivant l'intensité lumineuse ; la perte due à la respiration doit être peu différente sous les 5 éclairements, mais l'énergie assimilatrice étant plus active à l'éclairement 2 pour le Blé comme pour le Pois, la perte constatée chez ces plantes, dans la quantité de substance sèche, est moindre à cet éclairement.

Au deuxième stade (sixième feuille développée), l'optimum lumineux pour la production de la substance sèche constituant la plante entière ou seulement l'ensemble de la tige et des feuilles du Pois correspond à l'éclairement 3-4. Quant à l'appareil radiculaire, la quantité de sa substance sèche présente son maximum à la lumière solaire directe.

Au stade de la floraison, l'optimum lumineux pour la production de la substance sèche constituant la plante entière ou seulement la partie aérienne est représenté par l'intensité lumineuse 4-5. Le poids sec de l'appareil radiculaire présente encore son maximum à l'éclairement le plus intense.

Le Pois cultivé en 1 n'a jamais atteint le stade de la floraison ; après avoir produit la septième ou la huitième feuille, toutes les plantes ont cessé de se développer sans avoir fleuri. Au moment où la floraison se produisait en 2, 3, 4 et 5, on a donc récolté le Pois en 1 quoiqu'il ne soit pas au stade de la floraison, pour qu'il soit possible de comparer l'augmentation de sa substance sèche à celle des individus cultivés en 2, 3, 4 et 5.

A la fin de la période végétative, lorsque les fruits sont complètement mûrs, l'optimum lumineux pour la production de la substance sèche constituant la plante entière est nettement en 5. A ce moment, les individus qui s'étaient développés en 1 sont morts. Comme au stade précédent, le poids sec de l'ensemble de la tige et des feuilles est le même en 4 et en 5 ; celui des racines atteint son maximum en 5 ; le poids sec des fruits est plus élevé en 5 qu'en 4.

En résumé, l'optimum lumineux pour la production de la substance sèche constituant la plante entière est représenté, au

début du développement du Pois, par l'éclairement 2; il se déplace ensuite et correspond successivement aux intensités lumineuses 3-4, 4-5, et 5. Le poids sec de l'appareil radiculaire

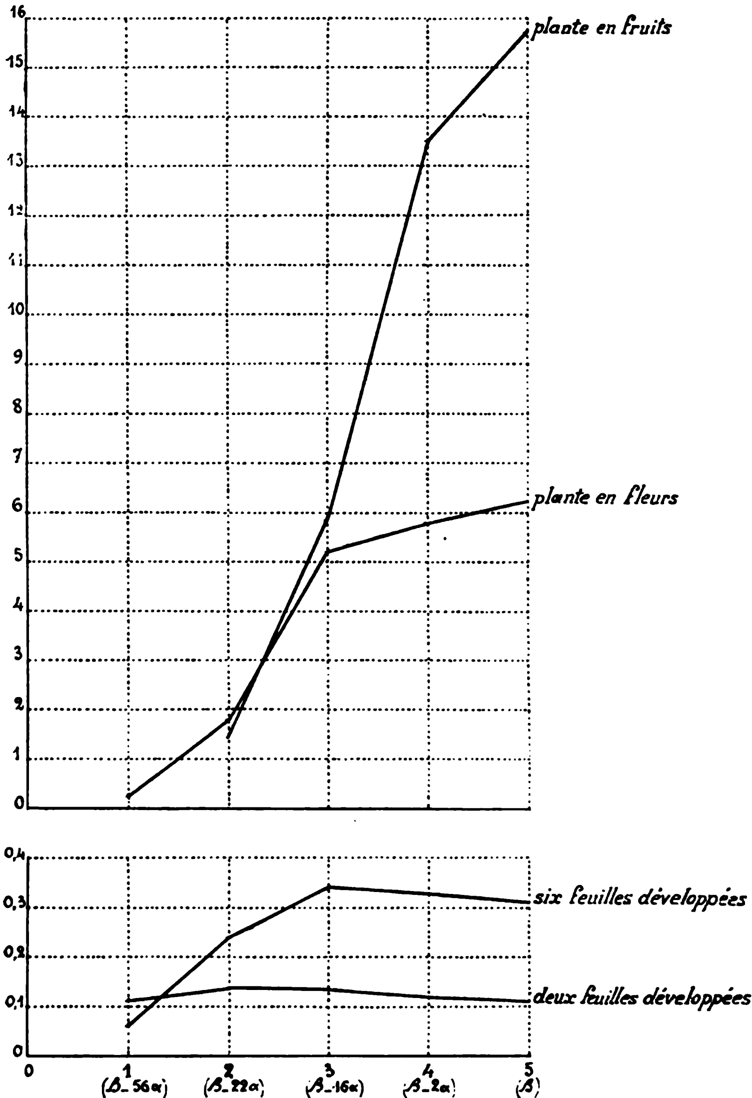


Fig. 6. — Courbes représentant les variations des quantités de substance sèche le *Pisum sativum*, au cours de son développement, à des intensités lumine différentes.

est toujours à son maximum à l'éclairement le plus inte pendant toute la durée de la végétation.

La quantité de substance sèche constituant les fruits est aussi à son maximum en 5.

Que l'on considère le poids sec absolu ou l'*augmentation* du poids sec aux divers stades du développement du Pois, la courbe de variation de l'optimum d'éclairement reste la même.

Les courbes ci-dessus représentent, aux différents éclairements, les variations survenues, au cours du développement du Pois, dans la quantité de substance sèche constituant les plantes entières.

5° *Tropæolum majus*.

Les Capucines sur lesquelles ont porté les expériences appartenaient à une variété naine.

La détermination du poids sec a été faite, sur ces plantes, aux cinq stades suivants de leur développement :

1° Deux feuilles complètement étalées.

2° Six feuilles développées sur la tige principale.

3° Début de la floraison.

4° Floraison.

5° Fin de l'époque de la maturation des fruits.

Le tableau ci-dessous résume les résultats obtenus. Le poids sec moyen d'une graine, déterminé d'après le poids de 100 graines, était $0^{gr},0769$.

Au premier stade du développement de la Capucine (deux feuilles développées), le poids des plantules sèches est à peu près le même aux différents éclairements; il est seulement très faiblement supérieur en 4.

Au second ainsi qu'au troisième stade, l'optimum lumineux, pour la production de la substance sèche constituant la plante entière ou seulement l'ensemble de la tige et des feuilles, est représenté par l'éclairement 4. Quant au poids sec de l'appareil radiculaire, il atteint son maximum à la lumière solaire directe.

En 1, la Capucine n'a jamais atteint le stade de la floraison, mais elle a continué à se développer jusqu'à l'époque où les individus cultivés en 5 par exemple atteignaient la fin de la période de maturation des fruits. L'augmentation de poids sec a été très lente et très faible pendant toute la durée de la période

Variation de la quantité de substance sèche chez le *Tropæolum majus*, au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

Dates des récoltes.	STADES DU DÉVELOPPEMENT	ORGANES	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
11 juin.	2 feuilles développées..	Plantes entières.	0,082	0,064	0,075	**0,087**	0,080
22 juin.	6 feuilles développées..	Tiges et feuilles.	0,04	0,10	0,13	**0,23**	0,11
		Racines	0,04	0.02	0,04	0,05	**0,06**
		Plantes entières.	0,08	0,12	0,17	**0,28**	0,17
22 juillet.	Début de la floraison.....	Tiges, feuilles et fleurs..	0,14 (1)	2,47	6,92	**11.74**	6,60
		Racines	0,01	0,07	0,31	0.33	**0,43**
		Plantes entières.	0,15	2,54	7,23	**12,07**	7,03
6 août.	Plantes en fleurs	Tiges, feuilles et fleurs..	0,167(1)	2,34	6,71	**9,96**	**9,60**
		Racines.	0,002	0,03	0,17	0,28	**0,53**
		Plantes entières.	0,169	2,37	6,88	**10,24**	**10,13**
21 sept.	Plantes en fruits	Tiges, feuilles et fruits..	0,460(1)	4,68	26,01	**36,36**	**34.81**
		Racines........	0,002	0,07	0,76	0,80	**2,08**
		Plantes entières.	0,462	4,75	26.77	**37.16**	**36,89**

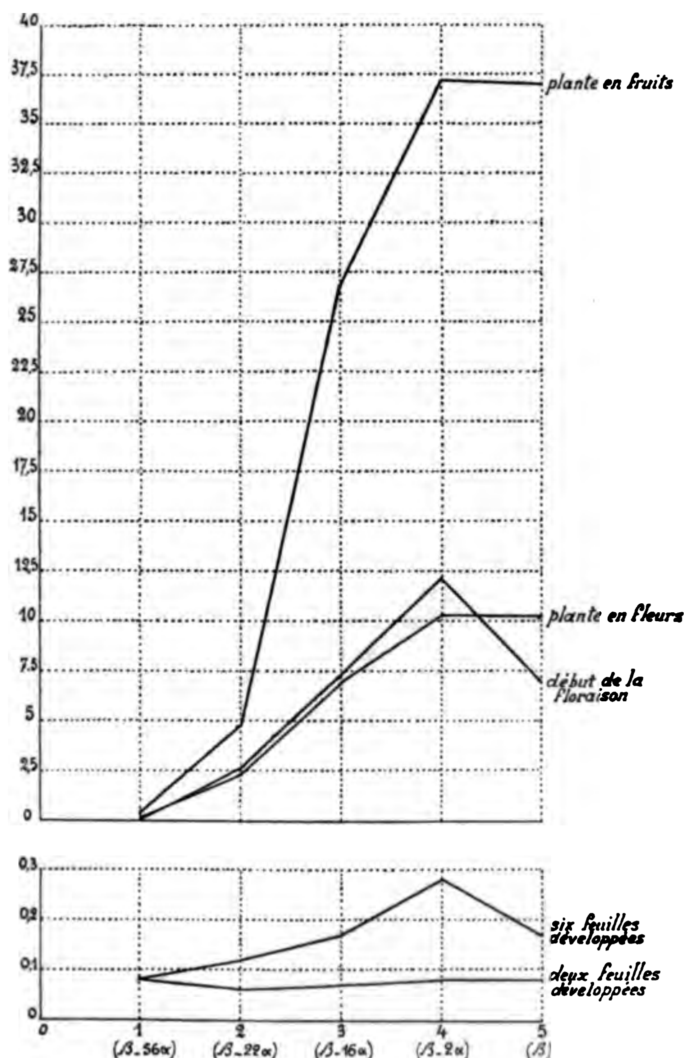
végétative à cet éclairement 1, ainsi qu'on peut s'en rendre compte par l'examen du tableau ci-dessus. A partir de la troisième récolte (début de la floraison), les individus développés en 1 n'étaient donc pas arrivés aux stades correspondants à ceux des spécimens croissant aux éclairements 2, 3, 4 et 5. J'en ai cependant déterminé le poids sec de manière à pouvoir comparer l'activité de production de substance sèche sous les différents éclairements.

Au quatrième ainsi qu'au cinquième stade, l'optimum lumineux correspond à l'éclairement 4-5 aussi bien pour le poids sec de la plante entière que pour celui de la partie aérienne seule. Pour le poids sec de la racine, l'optimum est représenté comme aux stades précédents par une intensité lumineuse égale ou supérieure à celle de la lumière solaire directe.

En résumé, au début du développement, l'optimum lumineux pour la production de la substance sèche de la Capucine est représenté par l'éclairement 4. A partir du moment de la floraison, cet optimum tend à se déplacer vers une intensité

(1) La Capucine n'a jamais atteint ce stade à l'éclairement 1.

ıineuse plus grande, car, à la fin de la période végétative, la .ntité de substance sèche contenue dans un pied de Capucine à peu près semblable en 4 et 5. A tous les stades du dévelop- nent, l'éclairement qui représente l'optimum lumineux pour



7. — Courbes représentant les variations des quantités de substance sèche chez *Tropæolum majus* au cours de son développement, à des intensités lumineuses fférentes.

ıgmentation de la substance sèche ayant eu lieu depuis le stade ːcédent est aussi celui auquel le poids sec atteint son maximum

L'optimum lumineux pour le poids de substance sèche constituant la racine est plus élevé que celui qui correspond au maximum de poids sec pour la partie aérienne ; pendant tout le développement, il est représenté par un éclairement égal ou supérieur à celui de la lumière solaire directe. Les courbes ci-contre représentent les variations du poids sec de la plante entière, aux divers stades du développement, chez des individus cultivés aux 5 éclairements.

6° *Saponaria officinalis.*

Le poids de la substance sèche a été déterminé, pour cette plante, aux quatre stades suivants de son développement :

1° Plante ayant ses cotylédons étalés.

2° Plante ayant douze feuilles sur la tige principale

3° Plante ayant vingt-deux feuilles sur la tige principale.

4° Plante en fleurs.

J'ai indiqué, dans le tableau ci-dessous, les quantités de substance sèche contenues dans les plantes récoltées à ces différents stades, sous les cinq éclairements dont je disposais.

Variation de la quantité de substance sèche chez le *Saponaria officinalis* au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

Dates des récoltes.	STADES DU DÉVELOPPEMENT	ORGANES	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
24 mai.	Cotylédons étalés........	Plantes entières.	0,0015	0,0015	0,0020	0,0020	**0,002[illegible]**
23 juin au 14 juil.	Plantes ayant 12 feuilles....	Tiges et feuilles.	+	0,058	0,068	0,128	**0,366**
		Racines........	+	0,006	0,010	0,028	**0,094**
		Plantes entières.	+	0,064	0,078	0,156	**0,460**
6 août au 17 sept.	Plantes ayant 22 feuilles....	Tiges et feuilles.	+	+	1,97	2,35	**3,50**
		Racines........	+	+	0,82	0,77	**2,37**
		Plantes entières.	+	+	2,79	3,12	**5,87**
17 sept. au 20 oct.	Plantes en fleurs........	Tiges, feuilles et fleurs..	+	+	+	4,31	**10,58**
		Racines........	+	+	+	3,69	**5,50**
		Plantes entières.	+	+	+	8,00	**16,08**

Le poids sec moyen d'une graine, déterminé d'après le poids

de 100 graines était $0^{gr},0015$. La récolte de ces graines avait été faite à Fontainebleau, l'année précédente, sur des individus croissant dans un terrain sableux et exposé à la lumière solaire directe.

Au moment où, sous les différents éclairements, les plantules ont leurs cotylédons étalés, on voit que le maximum de substance sèche se trouve chez les individus cultivés à l'éclairement le plus intense, en 5. Ceux qui se développent à des lumières plus faibles ont un poids de substance sèche d'autant moins élevé que l'intensité lumineuse est moins forte. La quantité de substance assimilée depuis le début de la germination jusqu'au moment où les cotylédons sont complètement étalés est plus faible aux éclairements 3 et 4 qu'à la lumière solaire directe; elle est nulle sous les éclairements 1 et 2, où les jeunes plantules renferment la même proportion de substance sèche que les graines dont elles proviennent.

A l'éclairement 1, les plantules de Saponaire cessent de se développer dès qu'elles ont épuisé les réserves de la graine; les individus cultivés en 2, 3, 4 et 5 parviennent donc seuls au second stade étudié. A ce moment, la substance sèche produite par les jeunes plantes atteint encore son maximum sous l'éclairement le plus fort, en 5; le poids sec est d'autant plus faible chez les individus des autres lots que le développement s'est effectué à un éclairement moins intense. Cette différence dans le poids sec porte aussi bien sur les plantes entières que sur leurs diverses parties prises en particulier (racine d'une part, tige et feuilles d'autre part).

Lorsque la Saponaire cultivée à l'intensité lumineuse 2 a produit seize à vingt feuilles, elle cesse de se développer et végète sans augmenter sensiblement de poids; elle n'atteint donc jamais le stade 3 (22 feuilles développées).

Quand les individus cultivés en 3, 4 et 5 sont parvenus à ce dernier stade, nous constatons encore que le poids sec atteint son maximum à l'éclairement 5; le poids sec correspondant à la racine ou à l'ensemble de la tige et des feuilles est d'autant plus élevé que les plantes se sont développées à un éclairement plus intense.

La Saponaire n'a pas fleuri à l'éclairement 3; la floraison n'a

eu lieu qu'en 4 et en 5. A cette phase du développement, comme aux précédentes, les plantes ont un poids sec maximum à l'éclairement le plus intense, en 5; à l'éclairement 4, le poids sec de l'ensemble des tiges et des feuilles ainsi que celui des racines est beaucoup moins élevé qu'à la lumière solaire directe.

En résumé, depuis le début du développement de la Saponaire jusqu'au moment de la floraison, le poids de la substance sèche de cette plante est toujours à son maximum à la lumière solaire directe. Que l'on considère le poids sec aux différents stades, ou bien l'augmentation subie à chaque stade, depuis le stade précédent, par la quantité de substance sèche, c'est toujours l'éclairement 5 qui est le plus favorable. Cette intensité lumineuse étant la plus forte parmi celles dont je

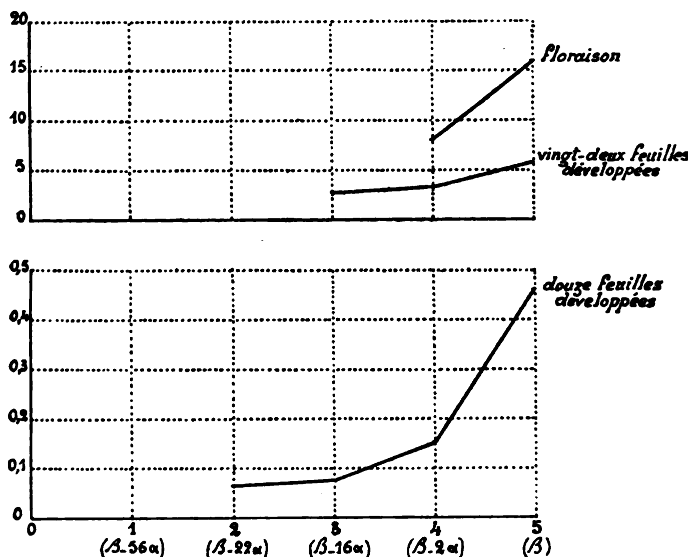


Fig. 8. — Courbes représentant les variations des quantités de substance sèche chez le *Saponaria officinalis* au cours de son développement, à des intensités lumineuses différentes.

disposais, il m'a été impossible de déterminer quel était l'optimum d'éclairement pour la production de la substance sèche et de savoir si cet optimum subissait des variations au cours du développement. Nous savons seulement que, pendant la première année de végétation, il correspond à un éclairement égal ou supérieur à celui de la lumière solaire non atténuée.

Les courbes ci-dessus représentent les variations subies au cours du développement de la Saponaire par la quantité de substance sèche constituant la plante entière, chez des individus cultivés aux divers éclairements.

7° *Amarantus retroflexus*.

La détermination de la quantité de substance sèche a été faite, chez l'*Amarantus* cultivé sous les cinq éclairements différents, aux cinq stades suivants de son développement :

1° Plante ayant ses cotylédons étalés.
2° Plante ayant six feuilles développées.
3° Début de la floraison.
4° Fin de la floraison.
te en fruits.

Le tableau suivant renferme les résultats obtenus.

Variations de la quantité de substance sèche chez l *Amarantus retroflexus* au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

Dates des récoltes.	STADES DU DÉVELOPPEMENT	ORGANES	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
26 avril.	Cotylédons étalés........	Plantes entières.	»	0,0010	0,0010	**0,0022**	0,0018
24 mai au 14 juil.	Plantes à 6 feuilles....	Tiges et feuilles.	+	0,024	0,022	**0,030**	0,025
		Racines........	+	0,003	0,003	0,003	0,003
		Plantes entières.	+	0,027	0,025	**0,033**	0,028
22 juin au 26 août.	Début de la floraison.....	Tiges, feuilles et fleurs........	+	0,35	0,39	0,53	**5,41**
		Racines........	+	0,03	0,04	0,08	**0,61**
		Plantes entières.	+	0,38	0,43	0,61	**6,02**
5 août au 10 sept.	Fin de la floraison.....	Tiges, feuilles et fleurs........	+	» (1)	0,85	5,43	**12.60**
		Racines.	+	»	0,05	0,73	**1,27**
		Plantes entières.	+	»	0,90	6,16	**13,87**
17 sept. au 3 nov.	Plantes en fruits........	Tiges, feuilles et fruits........	+	0,23	0,65	15,89	**26.88**
		Racines........	+	0,01	0,03	0,66	**1.24**
		Plantes entières.	+	0,24	0,68	16,55	**28,12**

(1) Le signe » indique que les plantes n'ont pu être pesées, le nombre des individus développés à cet éclairement n'ayant pas été suffisant.

Le poids sec moyen d'une graine, déterminé d'après le poids de 100 graines, était 0,0004. La récolte de ces graines avait été faite à Fontainebleau, l'année précédente, sur des individus croissant dans un terrain sableux et exposé à la lumière solaire directe.

Lorsque les jeunes plantules ont leurs cotylédons étalés, c'est à l'éclairement 4 qu'elles renferment le maximum de substance sèche ; leur poids sec est moindre à l'éclairement 5, il est plus faible encore en 2 et 3, enfin en 1 il n'a pas été déterminé, car la plupart des plantules mouraient avant que les cotylédons fussent complètement étalés et même parfois avant qu'ils fussent débarrassés du tégument séminal.

Au stade 2, lorsque les jeunes plantes ont six feuilles développées, la quantité de substance sèche constituant la plante entière atteint encore son maximum en 4; mais c'est à l'éclairement 2 que l'*augmentation* de la substance sèche, depuis le stade précédent, a été la plus forte. La quantité de substance sèche constituant l'ensemble de la tige et des feuilles atteint son maximum à l'éclairement 4, mais celle qui est contenue dans la racine est la même en 2, 3, 4 et 5.

Au moment où l'*Amarantus* commence à fleurir, le poids maximum de substance sèche constituant l'ensemble de la tige et des feuilles ou bien la racine, est atteint chez les plantes cultivées à l'éclairement le plus intense, en 5. Il existe des différences très sensibles entre le poids des plantes développées en 2, 3 et 4, mais la différence est beaucoup plus grande encore entre les individus cultivés en 4 et ceux qui croissent en 5 ; chez ces derniers, le poids sec est dix fois plus grand que chez les premiers.

Au stade 4, c'est-à-dire à la fin de la floraison, le poids de la substance sèche atteint encore son maximum à l'éclairement le plus intense, en 5. La différence entre les poids de substance sèche chez les individus cultivés aux différents éclairements est aussi grande entre les plantes de 4 et celles de 5, qu'entre celles de 3 et celles de 4. Entre le début et la fin de la floraison, il y a eu une production de substance sèche très lente en 2 et en 3, mais en 4 l'assimilation a été presque aussi active qu'en 5, ce qui a diminué la différence existant entre les poids des plantes cultivées sous ces deux éclairements.

A la fin de la période végétative, lorsque les fruits sont mûrs et que les feuilles commencent à se dessécher, le poids sec de l'*Amarantus* atteint encore son maximum sous l'éclairement 5. L'augmentation de la substance sèche a été plus faible, depuis le stade précédent, à l'intensité lumineuse 4 qu'à la lumière solaire directe; elle a été nulle sous les éclairements 2 et 3, où les plantes ont au contraire perdu de leur poids depuis l'époque de la floraison.

En résumé, l'optimum lumineux pour la production de substance sèche chez l'*Amarantus retroflexus* se déplace au cours du développement de cette plante. Il correspond à l'éclai-

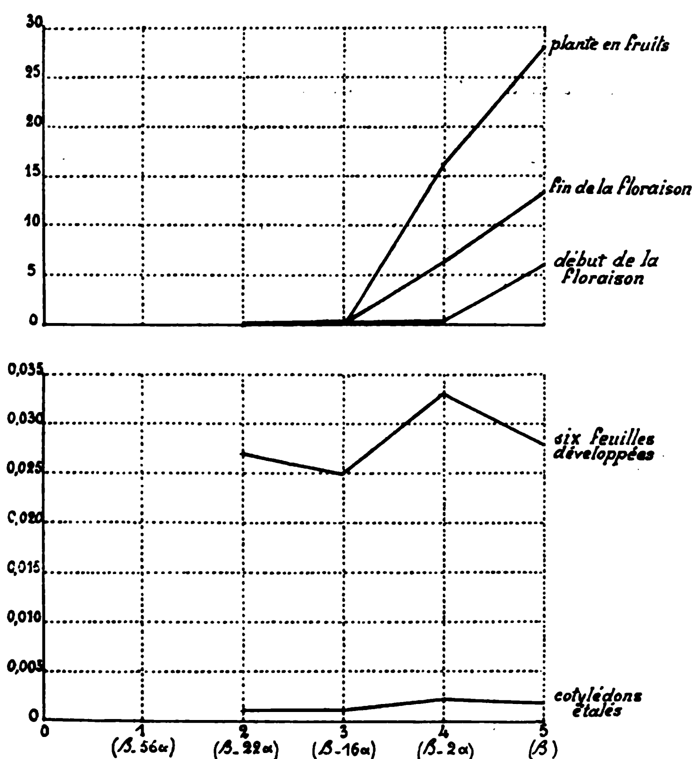


Fig. 9. — Courbes représentant les variations des quantités de substance sèche chez l'*Amarantus retroflexus* au cours de son développement, à des intensités lumineuses différentes.

rement 4 au début de la période végétative, et se trouve représenté, dans la suite du développement et jusqu'à la fin de la

période végétative, par une intensité lumineuse égale ou supérieure à celle de la lumière solaire non atténuée. A l'éclairement 1, le développement de l'*Amarantus* est nul; il est très faible aux éclairements 2 et 3.

Les courbes ci-dessus représentent les variations subies, au cours du développement de l'*Amarantus*, par la quantité de substance sèche constituant la plante entière, chez des individus cultivés aux divers éclairements.

8° *Salsola Kali*.

Le poids de la substance sèche a été déterminé, chez le *Salsola* cultivé sous les cinq éclairements, aux six stades suivants de son développement.

Variation de la quantité de substance sèche chez le *Salsola Kali* au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

Dates des récoltes.	STADES DU DÉVELOPPEMENT	ORGANES	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
2 mai.	Cotylédons étalés. .	Plantes entières.	»	»	0,008	0,010	**0,0 2**
24 mai.	Plantes à 8 feuilles.	Tiges et feuilles.	+	+	»	0,035	**0,102**
		Racines	+	+	»	0,004	**0,015**
		Plantes entières.	+	+	»	0,039	**0,117**
16 au 18 juin.	Plantes à 16 feuilles.	Tiges et feuilles.	+	+	»	0,110	**1,092**
		Racines	+	+	»	0,011	**0,086**
		Plantes entières.	+	+	»	0,121	**1,178**
30 juin au 4 juillet	Plantes en fleurs. .	Tiges, feuilles et fleurs	+	+	»	0,285	**1,963**
		Racines	+	+	»	0,017	**0,136**
		Plantes entières.	+	+	»	0,302	**2,099**
5 au 12 août.	Plantes en fruits. . .	Tiges, feuilles et fruits.	+	+	»	0,997	**19,897**
		Racines	+	+	»	0,059	**0,463**
		Plantes entières.	+	+	»	1,056	**20,360**
10 au 19 oct.	Fin de la période végétative.	Tiges, feuilles et fruits.	+	+	0,173	1,425	**54,264**
		Racines	+	+	0,012	0,086	**0,495**
		Plantes entières.	+	+	0,185	1,511	**54,759**

1° Plante à cotylédons étalés et dont le bourgeon terminal a 2 millimètres de longueur.

2° Plante à huit feuilles développées sur la tige principale.
3° Plante à seize feuilles développées sur la tige principale.
4° Plante en fleurs.
5° Plante en fruits.
6° Fin de la période végétative.

Les résultats sont réunis dans le tableau ci-dessus.

Le poids sec moyen d'une graine de *Salsola*, déterminé d'après le poids de 100 graines, était 0,0034. La récolte de ces graines avait été faite, l'année précédente, sur des individus croissant en pleine lumière sur la plage de Saint-Cast (Côtes-du-Nord).

A l'éclairement 1, les plantules cessent de se dévelop-

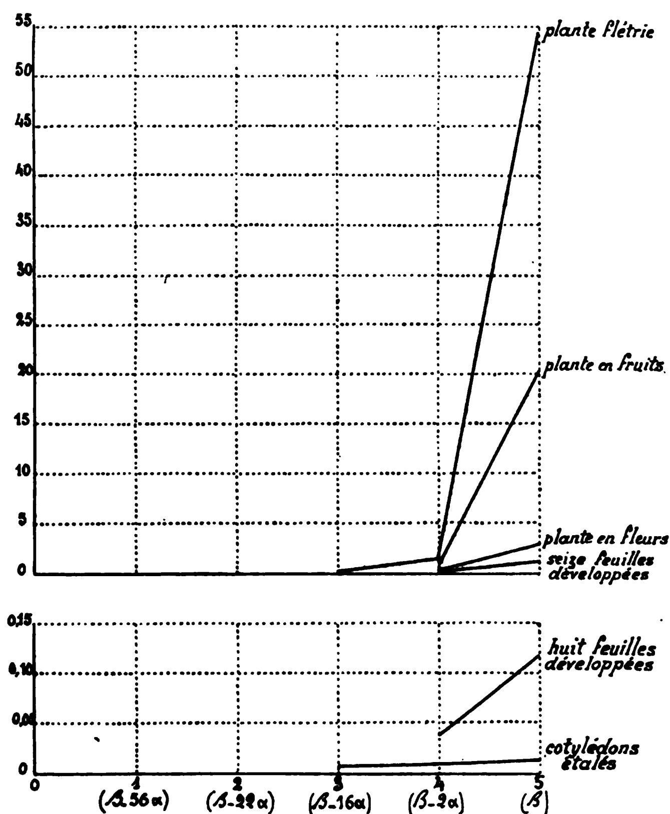


Fig. 10. — Courbes représentant les variations des quantités de substance sèche chez le *Salsola Kali* au cours de son développement, à des intensités lumineuses différentes.

per avant que leurs cotylédons soient complètement étalés; elles meurent le plus souvent lorsque les cotylédons ont encore

leur extrémité engagée dans le tégument séminal. En 2, le développement des plantules ne dépasse guère ce stade; généralement les jeunes plantes meurent lorsque les cotylédons sont étalés et avant que le bourgeon terminal ait acquis une longueur de 2 millimètres.

Ce n'est qu'à l'éclairement 3 que le *Salsola* peut atteindre son complet développement; sous cette intensité lumineuse, les plantes fleurissent et fructifient.

Depuis le moment où les plantes germent jusqu'à celui où elles se flétrissent et meurent, l'optimum lumineux pour la production de la substance sèche est représenté par un éclairement égal ou supérieur à celui de la lumière solaire non atténuée. La production de substance sèche au cours du développement du *Salsola* est très faible en 3, elle est plus grande en 4 bien que n'atteignant pas encore une très grande activité; mais lorsque l'éclairement passe de l'intensité lumineuse 4 à l'intensité 5, la production de substance sèche devient brusquement 35 fois plus grande.

Les courbes ci-dessus représentent les variations subies, au cours du développement du *Salsola*, par la quantité de substance sèche constituant la plante entière, chez des individus cultivés aux divers éclairements.

9° *Atriplex crassifolia*.

La détermination de la quantité de substance sèche a été faite, chez l'*Atriplex* cultivé sous les cinq éclairements différents, aux quatre stades suivants de son développement.

1° Plante ayant huit feuilles développées sur la tige principale.

2° Plante ayant douze feuilles développées sur la tige principale.

3° Fin de la floraison.

4° Plante ayant ses fruits mûrs.

Les résultats obtenus sont réunis dans le tableau suivant.

Le poids sec moyen d'une graine d'*Atriplex*, détermin[é] d'après le poids de 100 graines, était 0,007. Ces graines avaie[nt] été récoltées, l'année précédente, sur des individus croissant [en] pleine lumière sur la plage de Saint-Cast (Côtes-du-Nord).

Variation de la quantité de substance sèche chez l'*Atriplex crassifolia* au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

Dates des récoltes.	STADES DU DÉVELOPPEMENT	ORGANES	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
24 mai au 15 juin.	Plantes à 8 feuilles.	Tiges et feuilles.	+	+	0,011	0,056	**0,068**
		Racines	+	+	0,005	0,006	**0,017**
		Plantes entières.	+	+	0,016	0,062	**0,085**
16 juin au 30 juil.	Plantes à 12 feuilles.	Tiges et feuilles.	+	+	0,023	0,426	**1,039**
		Racines	+	+	0,004	0,032	**0,062**
		Plantes entières.	+	+	0,027	0,458	**1,101**
5 au 11 août.	Fin de la floraison..	Tiges, feuilles et fleurs	+	+	0,023	4,261	**6,231**
		Racines	+	+	0,007	0,203	**0,232**
		Plantes entières.	+	+	0,030	4,464	**6,463**
17 au 26 sept.	Plantes ayant leurs fruits mûrs.......	Tiges, feuilles et fruits.........	+	+	+	5,634	**7,320**
		Racines	+	+	+	0,369	**0,444**
		Plantes entières.	+	+	+	6,003	**7,764**

Les *Atriplex* cultivés à l'éclairement 1, cessent de se développer et meurent dès que les cotylédons sont débarrassés du tégument séminal. Chez ceux qui croissent à l'éclairement 2, le développement cesse lorsque les deux premières feuilles commencent à s'étaler. A l'éclairement 3, le développement des plantes se poursuit jusqu'à ce que dix ou douze feuilles soient formées, mais la floraison n'a pas lieu ; les chiffres qui sont indiqués sur le tableau pour les plantes de l'éclairement 3, au stade de la floraison, correspondent donc à des *Atriplex* pourvus de 10 à 12 feuilles, récoltés au moment où les individus cultivés en 4 et en 5 fleurissent, mais non à des plantes en fleurs. Lorsque les fruits sont mûrs en 4 et en 5, les *Atriplex* cultivés en 3 ont cessé de se développer et sont morts sans avoir produit de fleurs.

Depuis le premier stade étudié (huit feuilles développées) jusqu'à la fin du développement, le poids de la substance sèche atteint toujours son maximum à la lumière solaire non atténuée. Quant à l'*augmentation* de la quantité de substance sèche, calculée à chaque stade depuis le stade précédent, elle atteint aussi son maximum à l'éclairement 5 pendant

la plus grande partie du développement; mais, à la fin de la période végétative, c'est à la lumière atténuée (en 4) qu'elle est la plus forte.

L'*Atriplex* se comporte à peu près comme le *Salsola* vis-à-vis de l'éclairement; cependant, tandis que ce dernier assimile peu aux éclairements 3 et 4 et n'atteint son développement normal qu'à la lumière solaire non atténuée, l'*Atriplex* croît à peu près aussi bien à l'éclairement 4 qu'à la lumière solaire directe; mais à l'éclairement 3 la formation de la substance sèche, pendant tout le développement, est extrêmement faible.

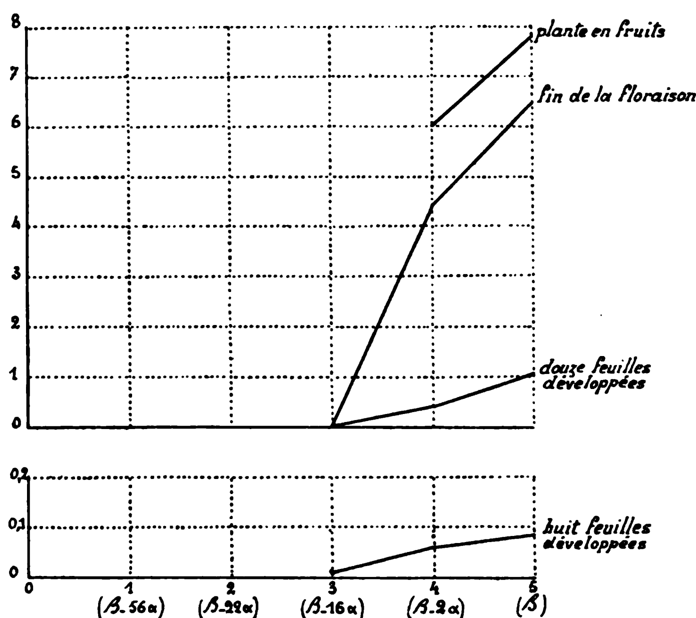


Fig. 11. — Courbes représentant les variations des quantités de substance sèche chez l'*Atriplex crassifolia* au cours de son développement, à des intensités lumineuses différentes.

Les courbes ci-dessus représentent les variations subies par la quantité de substance sèche constituant la plante entière. chez l'*Atriplex* cultivé aux divers éclairements.

Conclusions.

L'étude de la formation de la substance sèche chez les différentes espèces végétales dont il vient d'être question permet de formuler les conclusions suivantes.

Chez les plantes qui, dans les conditions naturelles, se développent à une forte lumière (1), la quantité de la substance sèche atteint son maximum à un éclairement très intense pendant toute la durée du développement. C'est ainsi que pour la Saponaire, le *Salsola* et l'*Atriplex*, l'optimum lumineux est représenté, pendant toute la durée de la végétation, par un éclairement égal ou supérieur à celui de la lumière solaire non atténuée. Le poids sec de la racine aussi bien que celui de l'ensemble des tiges et des feuilles est toujours plus grand chez les individus cultivés à la lumière solaire directe.

Pour toutes les autres plantes étudiées, la quantité de substance sèche atteint son maximum à des éclairements différents suivant le stade du développement que l'on considère. Pour ces espèces, l'optimum lumineux correspond, du moins au début du développement, à un éclairement moins intense que celui de la lumière solaire directe; dans la suite, il est représenté par des éclairements de plus en plus forts et, à la fin de la période végétative, par la lumière solaire directe ou très faiblement atténuée.

Chez le Blé, cet optimum reste le même depuis la germination jusqu'à la fin de la période végétative; il correspond à la lumière solaire faiblement atténuée (éclairement 4); le poids sec de la plante entière est donc toujours plus grand à cet éclairement qu'à une intensité plus petite ou plus grande; il en est de même pour le poids sec de l'ensemble de la tige et des feuilles et pour celui de la racine pris isolément. Mais le poids sec de l'épi est plus élevé à la lumière solaire non atténuée.

Chez la Mercuriale, le Radis, le Pois et l'*Amarantus*, le poids sec n'atteint pas son maximum au même éclairement pendant tout le cours du développement; il y a donc déplacement de l'optimum lumineux depuis la germination de la graine jusqu'à la mort de la plante. L'intensité lumineuse optima passe de 2 à 5 pour le Radis et le Pois, de 4 à 5 pour la Mercuriale et l'*Amarantus*.

(1) Parmi les espèces sur lesquelles ont porté mes expériences, nous avons vu que quatre d'entre elles doivent être classées dans cette catégorie : le *Saponaria*, l'*Amarantus*, le *Salsola* et l'*Atriplex*. Les graines de *Saponaria* ainsi que celles d'*Amarantus* avaient été récoltées sur des plantes qui se développaient depuis de nombreuses années sur un talus sableux très éclairé; celles de *Salsola* et d'*Atriplex* provenaient d'individus croissant sur le littoral, par conséquent à une lumière très intense.

Pendant la partie du développement pour laquelle l'optimum d'éclairement correspond à une lumière plus faible que la lumière solaire directe pour le poids sec de la plante entière, le poids de la substance sèche constituant l'appareil radiculaire atteint presque toujours son maximum à un éclairement plus intense que celui auquel le poids sec de la plante entière est le plus considérable ; pour le Radis, le Pois, et la Capucine, c'est à la lumière solaire directe que le poids sec de l'appareil radiculaire est le plus élevé pendant tout le développement.

L'intensité lumineuse représentant l'optimum d'éclairement pour le poids sec des fruits correspond toujours aussi à l'éclairement le plus intense, quelle que soit la valeur de l'optimum pour le poids de la substance sèche constituant la plante entière.

Toutes les plantes sur lesquelles ont été effectuées ces déterminations appartiennent à des espèces qui, dans les conditions normales, croissent à la lumière solaire directe ou faiblement atténuée. Il existe des différences entre les optima lumineux qui, au début du développement, représentent les éclairements auxquels le poids de la substance sèche atteint son maximum ; ces optima correspondent respectivement aux éclairements : 2 pour le Radis et le Pois, 4 pour le Blé, la Mercuriale, la Capucine et l'*Amarantus*, 5 pour la Saponaire, le *Salsola* et l'*Atriplex*.

A la fin du développement, l'éclairement auquel le poids sec atteint son maximum est le même pour toutes les plantes étudiées, à l'exception du Blé et de la Capucine ; ces espèces seules ont un optimum lumineux, à la fin de leur période végétative, qui est représenté par l'éclairement 4 ; toutes les autres ont un poids sec maximum à l'intensité lumineuse la plus forte, c'est-à-dire à la lumière solaire directe.

Toute cette partie des conclusions concerne les éclairements auxquels le poids sec atteint son maximum à chacun des stades du développement des plantes. Si maintenant nous considérons, à chacun de ces stades, l'éclairement auquel l'*augmentation* de la substance sèche depuis le stade précédent atteint son maximum, nous voyons qu'il ne correspond pas toujours à celui auquel le poids sec est le plus considérable.

La courbe de variation des optima lumineux pour l'*augmentation* du poids de la substance sèche est à peu près la même

que celle qui représente la variation des optima pour le poids sec, si on ne considère que les premiers stades du développement chez toutes les plantes étudiées; mais, pour certaines plantes, ces deux courbes diffèrent l'une de l'autre dans la partie qui correspond à la fin du développement. Chez la Mercuriale et l'*Atriplex*, par exemple, tandis que le poids sec de la plante entière est à son maximum à la lumière solaire directe, au moins pour tous les stades compris entre le début de la floraison et la fin du développement, l'augmentation de ce poids sec entre les deux derniers stades (pendant la maturation des fruits) est plus considérable à la lumière atténuée, en 2 pour la Mercuriale et en 3 pour l'*Atriplex*.

2° — Influence de l'éclairement sur la production de substance fraîche.

La détermination du poids frais des plantes cultivées aux différents éclairements a été faite aux mêmes stades et sur les mêmes individus que la détermination du poids sec.

Les différences existant dans les quantités de substance fraîche constituant les plantes très jeunes, développées sous les divers éclairements, n'ont qu'un faible intérêt et rendent compte d'une manière très inexacte de l'intensité de l'assimilation sous ces éclairements. Dans la plupart des cas, je me contenterai donc de signaler les quantités de substance fraîche constituant les diverses plantules récoltées au début du développement, dans les tableaux, et ne rappellerai pas ces résultats dans les conclusions qui accompagnent chacun de ces tableaux.

1° *Triticum vulgare*.

Le tableau ci-dessous résume les résultats obtenus dans la détermination du poids frais chez les individus cultivés aux différents éclairements.

Au second stade, le poids de la substance fraîche est à peu près le même en 5 et en 2; il est plus grand en 3, qu'en 5 et en 2. L'optimum est alors en 4, la production de substance fraîche est très faible en 1.

Variation de la quantité de substance fraîche chez le *Triticum vulgare* au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

STADES DE DÉVELOPPEMENT	ORGANES	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
Une seule feuille développée ...	Plantes entières.	0,085	0,082	**0,091**	0,081	0,089
5 feuilles développées.......	Tiges et feuilles.	0,163	0,709	0,746	**1,238**	0,699
	Racines........	0,018	0,036	0,041	**0,084**	0,027
	Plantes entières.	0,181	0,745	0,787	**1,322**	0,726
Plantes en fleurs.	Tiges, feuilles et inflorescences.	+	1,4	3,6	**8**	2,1
	Racines........	+	0,01	0,20	**0,81**	0,2
	Plantes entières.	+	1,41	3,80	**8,81**	2,3
Plantes en fruits.	Tiges et feuilles.	+	1,70 (1)	3,7	**10,3**	7,1
	Epis	+	0,00	0,2	1,1	**1,6**
	Racines........	+	0,01	0,6	**1,8**	1
	Plantes entières.	+	1,71	4,5	**13,2**	9,7
Plantes flétries..	Tiges et feuilles.	+	+	2,4	**6,3**	3,5
	Racines........	+	+	0,04	**1**	0,3
	Plantes entières.	+	+	2,44	**7,3**	3,8

Au troisième stade, tous les individus cultivés en 1 sont morts. L'optimum est encore en 4, et la quantité de substance fraîche constituant les plantes cultivées en 3 est toujours supérieure à celle des individus développés en 5. A ce stade, les plantes cultivées en 2 sont en infériorité marquée sur celles de l'éclairement 5.

Ces résultats se rapportent non seulement aux plantes entières, mais aussi à chacune de leurs parties prise en particulier : ensemble de la tige et des feuilles d'une part, appareil radiculaire d'autre part.

Au quatrième stade, l'optimum est toujours en 4, mais la quantité de substance fraîche est alors beaucoup plus grande chez les plantes de l'éclairement 5 que chez celles de l'éclairement 3. En 2, le développement reste très faible. Ceci est vrai pour la plante entière aussi bien que pour la tige et les feuilles

(1) Sous cet éclairement, le Blé n'a jamais atteint le quatrième stade, il a été récolté en même temps que ceux qui l'avaient atteint aux éclairements plus intenses, de manière qu'on puisse comparer les augmentations du poids frais sous les différentes intensités lumineuses.

d'une part, et la racine d'autre part. Il n'en est pas de même des inflorescences, pour lesquelles la quantité maxima de substance fraîche se trouve chez les plantes cultivées en 5.

Enfin, au cinquième stade, la quantité de substance fraîche atteint encore son maximum à l'éclairement 4.

En résumé, la quantité de substance fraîche constituant l'appareil végétatif du Blé atteint son maximum à l'intensité lumineuse 3 au début du développement, et à l'intensité 4 pendant tout le reste de la végétation.

L'éclairement 5 retarde considérablement cette production, surtout au début du développement, où une ombre très forte (éclairement 3) semble préférable.

Quant aux optima pour l'augmentation de la substance fraîche se produisant entre chaque stade étudié, ils sont identiques, pour ce qui concerne les premiers stades, aux optima représentant les éclairements auxquels le poids frais est le plus considérable. Au moment de la maturation des fruits, ils présentent une légère différence ; tandis que c'est à l'éclairement 4 que le poids frais est le plus considérable, c'est à l'éclairement 5 que l'augmentation de la substance fraîche a été la plus active depuis le stade précédent.

Pour ce qui concerne l'ensemble des fruits, l'éclairement auquel le poids frais atteint son maximum est représenté par la lumière solaire directe. Cette intensité lumineuse étant la plus forte parmi celles que j'ai employées, je n'ai pu déterminer exactement la position de l'optimum pour la production de la substance fraîche des fruits ; il se peut que cet optimum soit représenté par un éclairement plus intense que celui de la lumière solaire directe.

2° *Mercurialis annua*.

A partir du second stade étudié, la détermination de la quantité de substance fraîche a été faite chez les individus mâles et chez les individus femelles.

Le tableau suivant résume les résultats obtenus.

Au premier stade étudié (plantes ayant huit feuilles déve-

Variation de la quantité de substance fraîche chez le *Mercurialis annua* au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

STADES DU DÉVELOPPEMENT	ORGANES		Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
Plantes à 8 feuilles..		Tiges et feuilles	0,230	0,76	0,88	**1,13**	0,29
		Racines	0,007	0,06	0,19	**0,28**	0,06
		Plantes entières	0,237	0,82	1,07	**1,41**	0,35
Plantes en fleurs.....	Individus mâles.	Tiges, feuilles, fleurs	1,90	4,2	4,6	9,6	**14,5**
		Racines	0,08	0,4	0,7	1,1	**5,0**
		Plantes entières	1,98	4,6	5,3	10,7	**19,5**
	Individus femelles.	Tiges, feuilles, fleurs	1,90	6,1	6,2	13,5	**15,9**
		Racines	0,08	0,6	2,2	2,3	**4,3**
		Plantes entières	1,98	6,7	8,4	15,8	**20,2**
Plantes en fruits.....	Individus mâles.	Tiges, feuilles, fleurs	2,12	66,0	78,0	85	**101**
		Racines	0,11	2,1	2,4	3	**6**
		Plantes entières	2,23	68,1	80,4	88	**107**
	Individus femelles.	Tiges, feuilles, fruits	2,16	77	98	182	**217**
		Racines	0,08	2	3	14	**16**
		Plantes entières	2,24	79	101	196	**233**
Fin de la végétation ..	Individus mâles.	Tiges, feuilles, fleurs	2,32	60	68	83	**109**
		Racines	0,11	1	2	3	**6**
		Plantes entières	2,43	61	70	86	**115**
	Individus femelles.	Tiges, feuilles, fruits	2,56	123	126	187	**200**
		Racines	0,08	2	2	6	**11**
		Plantes entières	2,64	125	128	193	**211**

loppées), le poids de la substance fraîche atteint son maximum à l'éclairement 4 ; les éclairements 2 et 3 sont plus favorables que l'éclairement 5 ; l'éclairement 1 vient après ce dernier. Ces résultats correspondent, non seulement aux plantes entières considérées dans leur ensemble, mais aussi séparément, aux tiges et feuilles d'une part, et aux racines d'autre part.

Au deuxième stade du développement, l'intensité lumineuse la plus favorable correspond à l'éclairement 5 ; les poids de substance fraîche sont de plus en plus faibles à mesure que l'on s'éloigne de l'éclairement le plus intense ; ces résultats se rapportent aussi bien aux individus mâles qu'aux individus femelles et concernent également les racines et l'ensemble des tiges et des feuilles.

Sous tous les éclairements, les pieds femelles ont un poids de substance fraîche supérieur à celui des pieds mâles. Les rapports des poids de substance fraîche chez les pieds femelles aux mêmes poids chez les pieds mâles sont indiqués dans le tableau suivant :

STADES	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
2e stade..........	1	1,44	**1,60**	1,46	1,35
3e stade..........	1	1,16	1,25	**2,22**	2,17
4e stade..........	1,08	2,03	1,82	**2,24**	1,83

On voit que ce rapport peut varier entre 1 et 2,24 ; il paraît être généralement plus grand pour les éclairements forts que pour les éclairements faibles ; il semble également plus grand à la fin de la végétation que pendant le début du développement.

Au troisième et au quatrième stade étudiés, le poids de la substance fraîche atteint toujours son maximum à l'éclairement 5, que l'on considère la plante entière ou bien séparément la racine et l'ensemble de la tige et des feuilles. A mesure que l'on se rapproche des éclairements les plus faibles, le poids frais des plantes diminue.

On voit que les éclairements dont je disposais ne m'ont pas permis de déterminer, aux différents stades du développement, l'éclairement optimum pour le poids de la substance fraîche chez la Mercuriale. Cet optimum correspond à une lumière faiblement atténuée pour le premier stade étudié, mais pour la suite du développement, l'éclairement optimum est égal ou supérieur à celui de la lumière solaire directe.

Quant à l'optimum lumineux pour l'augmentation de la substance fraîche entre chaque stade étudié, il subit des variations analogues à celles de l'éclairement optimum pour l'augmentation de la substance sèche. Représenté par l'intensité lumineuse 4, au début du développement, il correspond plus tard à un éclairement égal ou supérieur à celui de 5, et à l'éclairement 2 à la fin de la période végétative. Cet abaissement de

la courbe des intensités lumineuses optima pour la production de la substance fraîche s'explique de la même manière que celui de la courbe des optima correspondant à la substance sèche.

3° *Raphânus sativus.*

Le tableau ci-dessous résume les résultats obtenus dans la

Variation de la quantité de substance fraiche chez le *Raphanus sativus.* au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

STADES DU DÉVELOPPEMENT	ORGANES	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
Cotylédons étalés....	Plantes entières.	0,184	**0,240**	0,148	0,104	0,052
4 feuilles développées.	Tiges et feuilles.	+	1,66	**1,96**	**1,76**	1,17
	Racines.........	+	0,17	0,60	0,75	**0,87**
	Plantes entières.	+	1,83	**2,56**	**2,51**	2,04
Début de la floraison..	Tiges, feuilles, fleurs..	+	14,0	24,8	**39,6**	14,3
	Racines.........	+	1,0	15,3	18,0	**22,0**
	Plantes entières.	+	15,0	40,1	**57,6**	36,3
Plantes en fleurs....	Tiges, feuilles et fleurs.........	+	37,8	63,9	**110,4**	69,3
	Racines.........	+	2,7	8,7	26,8	**44,9**
	Plantes entières.	+	40,5	72,6	**137,2**	114,2
Fin de la floraison...	Tiges et feuilles.	+	53	58	**73**	68
	Jeunes fruits....	+	0	**30**	**28**	17
	Racines.........	+	3	11	17	**24**
	Plantes entières.	+	56	99	**118**	109
Fruits mûrs.........	Tiges et feuilles.	+	30,0	49	**51**	44
	Fruits	+	0,8	3	**15**	10
	Racines.........	+	1,0	8	9	**17**
	Plantes entières.	+	31,8	60	**75**	71

détermination de la substance fraîche chez le Radis cultivé aux différents éclairements.

Au premier stade, la quantité de substance fraîche constituant une plantule est plus grande à l'éclairement 2 qu'à l'éclairement 1. Pour les autres intensités lumineuses, cette quantité est d'autant plus faible que les éclairements sont plus intenses.

Il existe donc un optimum en 2.

Avant d'arriver au second stade, les plantes ont cessé de se

développer en 1. La quantité de substance fraîche constituant une plante ayant atteint ce second stade est à peu près la même en 3 et 4, elle est moindre en 5, et plus petite encore en 2.

L'optimum est donc ici en 3-4.

Au troisième stade, le poids de la substance fraîche atteint son maximum en 4; en 5, le poids de chaque plante fraîche est beaucoup moins élevé; cette infériorité dans la quantité de substance fraîche est beaucoup plus marquée encore en 3; en 2, le poids frais est très faible.

Au moment de la floraison, l'optimum est encore à l'éclairement 4; comme au stade précédent, la quantité de substance fraîche constituant chaque plante est moindre en 5; elle est plus faible encore en 3 et présente un minimum en 2.

A la fin de la floraison il en est encore de même, mais les différences entre les quantités de substance fraîche constituant les plantes développées sous les trois éclairements les plus intenses sont moins grandes; l'optimum est encore en 4.

A l'époque où les fruits sont mûrs et où la plante se dessèche, l'optimum est toujours en 4; les différences entre les quantités de substance fraîche constituant les plantes cultivées sous les divers éclairements, sont moins grandes encore qu'au stade précédent.

Cette tendance à l'unification de la quantité de substance fraîche, sous les quatre derniers éclairements, est due à des causes identiques à celles qui ont déjà été exposées plus haut, à propos de la Mercuriale.

Tout ce que nous venons de dire sur les variations de l'éclairement sous lequel la quantité de substance fraîche constituant le Radis atteint son maximum, se rapporte à la plante entière.

Il en est à peu près de même si l'on ne considère que la partie aérienne des plantes (tiges et feuilles). La partie souterraine se comporte d'une manière toute différente. A tous les stades du développement, la quantité de substance fraîche constituant l'appareil souterrain est à son maximum chez les individus cultivés sous l'éclairement le plus intense. L'optimum n'a donc pu être déterminé, on peut seulement dire qu'il est représenté par un éclairement égal ou supérieur à celui de la lumière solaire directe.

Quant à la substance fraîche constituant les fruits, elle atteint son maximum en 3-4 au début de la formation de ces organes, et en 4 à la fin de la période végétative, lorsque les fruits sont mûrs.

En résumé, le poids de la substance fraîche constituant la plante entière atteint son maximum à des éclairements différents au cours du développement du Radis; ces éclairements optima correspondent à des intensités lumineuses variant entre 2 et 4.

Le poids de la substance fraîche constituant les tubercules atteint son maximum, pendant toute la durée du développement, à un éclairement égal ou supérieur à celui de la lumière solaire directe; l'optimum est représenté par l'éclairement 4 pour la production de la substance fraîche constituant les fruits mûrs. Si, au lieu de considérer, aux divers stades du développement, l'éclairement auquel le poids de la substance fraîche atteint son maximum, on envisage celui auquel l'augmentation du poids frais entre chaque stade a été la plus forte on voit que tous deux correspondent à la même intensité lumineuse jusqu'au début de la floraison : après ce stade, il y a perte de poids frais chez les plantes cultivées en 4 et en 5, tandis que la substance fraîche continue au contraire à augmenter, chez les individus cultivés en 2 et en 3, jusqu'à la fin de la floraison.

4° *Pisum sativum*.

Le tableau ci-dessous résume les résultats obtenus dans la détermination du poids frais, chez le Pois cultivé sous les cinq éclairements.

Au deuxième stade, le poids frais du Pois atteint son maximum en 3; au moment de la floraison, il l'atteint en 4.

A la fin de la période végétative, lorsque les fruits sont mûrs et que la plante commence à se dessécher, l'optimum est représenté par un éclairement égal ou supérieur à celui de l'intensité lumineuse 5.

Les éclairements auxquels les poids de substance fraîche constituant les tiges et feuilles atteignent leur maximum, sont identiques à ceux qui correspondent aux optima lumineux pour

Variation de la quantité de substance fraiche chez le *Pisum sativum*. au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

STADES DU DÉVELOPPEMENT	ORGANES	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
2 feuilles développées	Plantes entières	1,10	**1,16**	1,06	0,85	0,75
6 feuilles développées	Tiges et feuilles	0,69	2,09	**2,21**	1,87	1,42
	Racines	0,33	0,89	1,14	**1,18**	0,93
	Plantes entières	1,02	2,98	**3,35**	3,05	2,35
Floraison	Tiges, feuilles et fleurs	2,05	16,3	33,3	**48,8**	41,6
	Racines	0,39[1]	0,5	1,0	1,1	**1,8**
	Plantes entières	2,44	16,8	34,3	**49,9**	43,4
Fruits mûrs	Tiges et feuilles	+	6,2	13,6	27,1	**35,1**
	Racines	+	0,2	0,5	1,0	**4,0**
	Fruits. Péricarpes	+	1,7	8,3	10,7	**13,3**
	Fruits. Graines	+	0,8	7,8	10,7	**15,0**
	Plantes entières	+	8,9	30,2	49,5	**67,4**

le poids frais de la plante entière, mais il n'en est pas de même de ceux qui représentent les optima pour le poids frais de la racine. Au moment où les plantes ont leur sixième feuille complètement développée, le poids de la substance fraîche constituant l'appareil radiculaire atteint son maximum à l'éclairement 4; au moment de la floraison, l'optimum correspond à une intensité lumineuse égale ou supérieure à celle de l'éclairement 5, et, à partir de ce stade, la différence entre les poids frais des racines chez les plantes cultivées sous les éclairements 4 et 5 devient de plus en plus grande. A la fin de la végétation, le poids frais de l'appareil radiculaire est quatre fois plus grand en 5 qu'en 4.

Le poids de la substance fraîche constituant les fruits est à son maximum en 5, au moment où ces organes sont complètement mûrs.

(1) Les Pois cultivés à l'éclairement 1 n'ont pas fleuri; ils commençaient à dépérir au moment où ceux qui se développaient à des lumières plus intenses atteignaient le stade de la floraison. Ils ont cependant été récoltés à ce moment quoiqu'ils n'aient pas atteint le stade, et le poids frais en a été déterminé pour qu'il soit possible de comparer l'augmentation de la quantité de substance fraîche ayant eu lieu sous un faible éclairement, avec celle qui s'est produite pendant le même temps sous les autres éclairements.

En résumé, les éclairements auxquels les poids de substance fraîche constituant les plantes entières atteignent leur maximum ne sont pas les mêmes aux divers stades ; l'optimum lumineux se déplace, au cours du développement du Pois, de l'éclairement 3 vers l'éclairement 5. A la fin du développement, il correspond à une intensité lumineuse égale ou supérieure à celle des rayons solaires directs. Ce qui vient d'être dit pour la plante entière est également vrai pour la partie de la plante correspondant à l'ensemble des tiges et des feuilles. Pour le poids frais de la racine, l'optimum lumineux est toujours plus élevé que celui qui représente l'éclairement le plus favorable pour le poids frais de la plante entière ; il est en 4 quand ce dernier est en 3, en 5 lorsque celui-ci est en 4. A la fin de la période végétative, l'optimum lumineux correspond à un éclairement égal ou supérieur à celui de la lumière solaire totale pour le poids de la substance fraîche constituant la plante entière, aussi bien que pour celui de ses différentes parties : racines d'une part, tiges et feuilles d'autre part. La variation de l'optimum d'éclairement au cours du développement est la même, que l'on considère, aux divers stades, le poids frais lui-même ou bien l'augmentation de ce poids frais produite entre chaque stade.

5° *Tropæolum majus.*

Le tableau ci-dessous résume les résultats obtenus dans la détermination du poids frais, effectuée sur la Capucine cultivée sous les différents éclairements.

Au second stade, le poids de la substance fraîche constituant la Capucine atteint son maximum en 4 ; le poids frais est moindre en 3 et en 2, il est à peu près égal sous ces deux éclairements ; il est plus faible encore en 5 et présente son minimum en 1.

Au troisième stade, l'optimum se maintient en 4 ; le poids frais des plantes est plus faible en 3, il est encore moindre en 5, sa valeur est très réduite en 2 ; enfin, à l'éclairement 1, l'augmentation de poids frais ayant eu lieu depuis le stade précédent est à peine sensible.

Au moment de la floraison, nous retrouvons l'optimum en [illegible] ;

Variation de la quantité de substance fraîche chez le
Tropæolum majus.
au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

STADES DU DÉVELOPPEMENT	ORGANES	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
2 feuilles développées.......	Plantes entières.	**0,910**	0,508	0,511	0,549	0,462
6 feuilles développées.......	Tiges et feuilles.	0,74	1,32	1,18	**2,10**	0,78
	Racines.........	0,31	0,34	0,50	0,51	**0,55**
	Plantes entières.	1,05	1,66	1,68	**2,61**	1,33
Début de la floraison........	Tiges, feuilles, fleurs...	1,94 (1)	25,9	54,2	**96,6**	41,3
	Racines.........	0,05	0,5	1,8	1,7	**2,7**
	Plantes entières.	1,99	26,4	56,0	**98,3**	44,0
Plantes en fleurs.	Tiges, feuilles et fleurs.........	2,27 (1)	27,7	56,5	**100,4**	57,7
	Racines.........	0,01	0,1	0,6	1,3	**2,1**
	Plantes entières.	2,28	27,8	57,1	**101,7**	59,8
Plantes en fruits.	Tiges, feuilles et fruits.........	6,00 (1)	55,4	156,0	**202,0**	106,4
	Racines.........	0,01	0,3	2,4	2,4	**3,0**
	Plantes entières.	6,01	55,7	158,4	**204,4**	109,4

le poids de la substance fraîche décroît progressivement en 5, 3, 2 et 1.

A la fin de la période végétative, l'optimum lumineux correspond encore à l'éclairement 4; le poids frais est moindre pour les plantes développées en 3, moindre encore pour celles qui croissent en 5; sa proportion est très faible à l'éclairement 2 et surtout à l'éclairement 1.

Ce qui vient d'être dit pour la plante entière est également vrai pour l'ensemble des tiges et des feuilles.

Pendant tout le développement de la Capucine, la quantité de substance fraîche constituant l'appareil radiculaire est à son maximum à la lumière solaire directe.

En résumé, l'optimum lumineux pour le poids frais de la Capucine a conservé la même valeur pendant tout le cours du développement. Cet optimum a toujours été représenté par

(1) La Capucine n'a jamais atteint ce stade à l'éclairement 1.

l'éclairement 4 pour ce qui concerne le poids frais de la plante entière ou bien celui de l'ensemble des tiges et feuilles. Le poids de la substance fraîche constituant la racine a toujours été à son maximum chez les plantes cultivées à l'éclairement 5 ; à ce point de vue, l'optimum lumineux correspond donc à un éclairement égal ou supérieur à celui de la lumière solaire directe.

Les éclairements auxquels les poids frais des plantes entières atteignent leur maximum, aux divers stades du développement, représentent aussi les optima lumineux pour l'augmentation du poids de la substance fraîche entre ces différents stades.

6° *Saponaria officinalis.*

Les résultats indiqués sur le tableau ci-après montrent qu'au premier stade de son développement, la Saponaire a un poids frais à peu près semblable sous les éclairements 3, 4 et 5.

Variation de la quantité de substance fraîche chez le *Saponaria officinalis* au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

STADES DU DÉVELOPPEMENT	ORGANES	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
Cotylédons étalés.	Plantes entières.	0,0130	0,0131	**0,0135**	0,0133	0,0135
Plantes ayant 12 feuilles.	Tiges et feuilles.	+	0,52	0,52	0,97	**2.20**
	Racines.	+	0,04	0,07	0,18	**0.47**
	Plantes entières.	+	0,56	0,59	1,15	**2.67**
Plantes ayant 22 feuilles.	Tiges et feuilles	+	+	15,03	15,81	**23.10**
	Racines.	+	+	4,93	3,91	**11,47**
	Plantes entières.	+	+	19,96	19,72	**34,57**
Plantes en fleurs.	Tiges, feuilles et fleurs.	+	+	+	28,29	**9.39**
	Racines.	+	+	+	14,07	**17,41**
	Plantes entières.	+	+	+	42,36	**6.80**

Lorsque les jeunes plantes ont douze feuilles développées, le poids de la substance fraîche est nettement à son maximum à l'intensité lumineuse la plus forte, c'est-à-dire en 5, à la lumière solaire directe ; l'optimum lumineux correspond donc, à cette période du développement, pour le poids frais des organes

aériens aussi bien que pour celui de la racine, à un éclairement égal ou supérieur à celui de la lumière solaire non atténuée. Il en est de même lorsque les plantes ont 22 feuilles développées, mais ensuite la production de substance fraîche devient un peu plus active en 4 qu'en 5; toutefois à la fin de la première année de végétation, le poids frais des Saponaires cultivées en 5 est encore plus grand que celui des individus cultivés en 4.

Par conséquent, pendant tout le développement de la Saponaire, l'éclairement auquel le poids de la substance fraîche constituant cette plante atteint son maximum est représenté par la lumière solaire directe. Mais l'optimum lumineux pour la production de la substance fraîche se déplace au cours du développement; il correspond à la lumière solaire directe pendant les premiers stades, et à la lumière solaire atténuée (éclairement 4) à la fin de la première année de végétation. Les différences qui existent entre les effets produits par l'éclairement 4 et ceux produits par l'éclairement 5 sont très grandes au début du développement, mais deviennent de plus en plus faibles dans la suite; elles sont presque nulles à la fin de la première année de végétation.

7° *Amarantus retroflexus*.

Les résultats obtenus dans la détermination du poids de la substance fraîche constituant l'*Amarantus* cultivé aux différentes intensités lumineuses sont réunis dans le tableau ci-après.

Lorsque les jeunes plantes sont pourvues de six feuilles bien développées, c'est à l'éclairement 2 que le poids de leur substance fraîche atteint son maximum; cette supériorité de poids frais à l'intensité lumineuse 2 porte aussi bien sur l'ensemble de la tige et des feuilles que sur la racine.

Au moment où les *Amarantus* commencent à fleurir, le poids de la substance fraîche est considérablement plus élevé chez les individus cultivés à la lumière solaire non atténuée que chez ceux développés à des éclairements plus faibles.

De même, pendant la floraison, la production de la substance fraîche est plus active à l'intensité lumineuse la plus forte;

Variation de la quantité de substance fraîche chez l'
Amarantus retroflexus.
au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

STADES DU DÉVELOPPEMENT	ORGANES	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	claire-ent 4	Éclairement 5
Cotylédons étalés.	Plantes entières.	»	0,006	0,005	**0,011**	0,008
Plantes à 6 feuilles	Tiges et feuilles.	+	**0,16**	0,12	0,14	0,10
	Racines	+	**0,02**	**0,02**	0,01	0,01
	Plantes entières.	+	**0,18**	0,14	0,15	0,11
Début de la floraison	Tiges, feuilles et fleurs	+	2,90	2,04	2,41	**22.04**
	Racines	+	0,14	0,21	0,37	**2,75**
	Plantes entières.	+	3,04	2,25	2,78	**24,79**
Fin de la floraison.	Tiges, feuilles et fleurs	+	»	5,58	29,00	**66.90**
	Racines	+	»	0,28	3,05	**5.08**
	Plantes entières.	+	»	5,86	32,05	**71.98**
Plantes en fruits.	Tiges, feuilles et fruits	+	0,01	2,47	56,19	**69.40**
	Racines	+	0,05	0,11	2,33	**3.83**
	Plantes entières.	+	1,06	2,58	58,52	**73,23**

mais elle se ralentit bientôt sous cet éclairement et y devient très faible pendant la maturation des fruits, tandis qu'elle est au contraire très intense à l'éclairement 4 pendant cette période. Cependant l'activité constatée, à la fin du développement, dans la production de la substance fraîche chez les plantes cultivées en 4 ne suffit pas à compenser l'infériorité de poids frais que présentaient jusqu'alors ces *Amarantus* sur ceux qui se développaient en 5, et, lorsque les plantes parviennent à la fin de leur période végétative, les individus croissant à la lumière solaire non atténuée ont encore une supériorité de poids frais très marquée sur ceux qui se développent aux éclairements moins intenses.

En résumé, l'optimum lumineux pour la production de la substance fraîche chez l'*Amarantus* varie au cours du développement de cette plante ; il correspond successivement aux éclairements 2, 5, 5 et 4. Quant au maximum de poids frais, il est atteint, au second stade, à l'éclairement 2, aux troisième, quatrième et cinquième stades, en 5.

8° *Salsola Kali.*

Le tableau suivant résume les résultats obtenus dans la détermination de la quantité de substance fraîche constituant, aux divers stades de son développement, le *Salsola* cultivé sous les différents éclairements.

Variation de la quantité de substance fraîche chez le *Salsola Kali*. au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

STADES DU DÉVELOPPEMENT	ORGANES	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
Cotylédons étalés.	Plantes entières.	»	»	0,040	**0,045**	0,042
Plantes à 8 feuilles	Tiges et feuilles.	+	+	»	0,340	**0,892**
	Racines	+	+	»	0,016	**0,057**
	Plantes entières.	+	+	»	0,356	**0,949**
Plantes à 16 feuilles	Tiges et feuilles.	+	+	»	0,91	**8,99**
	Racines	+	+	»	0,05	**0,41**
	Plantes entières.	+	+	»	0,96	**9,40**
Plantes en fleurs.	Tiges, feuilles et fleurs	+	+	»	2,82	**18,18**
	Racines	+	+	»	0,10	**0,69**
	Plantes entières.	+	+	»	2,92	**18,87**
Plantes en fruits.	Tiges, feuilles et fruits	+	+	»	6,78	**119,22**
	Racines	+	+	»	0,19	**1,69**
	Plantes entières.	+	+	»	6,97	**120,91**
Fin de la période végétative	Tiges, feuilles et fruits	+	+	0,683	4,17	**94,21**
	Racines	+	+	0,034	0,18	**0,72**
	Plantes entières.	+	+	0,717	4,35	**94,93**

Lorsque les plantes ont huit feuilles développées, c'est à l'éclairement 5 que leur poids frais atteint son maximum, et cette supériorité de poids frais se maintient en 5 pendant tout le reste du développement, aussi bien pour ce qui concerne les racines que pour l'ensemble de la tige et des feuilles.

9° *Atriplex crassifolia.*

L'examen du tableau ci-dessous montre qu'au début du développement, le poids frais de l'*Atriplex* atteint son maximum

à l'éclairement 4. Mais si l'on détermine séparément le poids de la substance fraîche constituant, d'une part l'ensemble de la tige et des feuilles, et d'autre part la racine, on voit que le

Variation de la quantité de substance fraîche chez l'*Atriplex crassifolia*. au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

STADES DU DÉVELOPPEMENT	ORGANES	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
Plantes à 8 feuilles	Tiges et feuilles	+	+	0,09	**0,45**	0,35
	Racines	+	+	0,02	0,02	**0,06**
	Plantes entières	+	+	0,11	**0,47**	0,41
Plantes à 12 feuilles	Tiges et feuilles	+	+	0,19	3,28	**6,27**
	Racines	+	+	0,02	0,13	**0,23**
	Plantes entières	+	+	0,21	3,41	**6,50**
Fin de la floraison	Tiges, feuilles et fleurs	+	+	0,12	23,42	**28,02**
	Racines	+	+	0,02	0,68	**0,71**
	Plantes entières	+	+	0,14	24,10	**28,73**
Plantes ayant leurs fruits mûrs	Tiges, feuilles et fruits	+	+	+	14,47	**17,48**
	Racines	+	+	+	1,02	**1,04**
	Plantes entières	+	+	+	15,49	**18,52**

maximum de poids frais de la partie aérienne est atteint en 4, tandis que le maximum de poids frais de la racine est atteint en 5.

Pendant tout le reste du développement, c'est à l'éclairement 5 que la production de substance fraîche est la plus active, aussi bien pour ce qui concerne les organes aériens que pour ce qui concerne l'appareil radiculaire. Toutefois, à mesure que les plantes vieillissent, les différences de poids frais qui existent entre les *Atriplex* cultivés en 4 et ceux qui se développent en 5, deviennent de plus en plus faibles, et sont très peu marquées à la fin de la période végétative.

Conclusions.

L'étude de la variation de la quantité de substance fraîche au cours du développement, chez diverses espèces végétales cultivées sous cinq éclairements différents, m'a conduit aux résultats suivants:

L'optimum lumineux pour le poids frais des plantes entières reste invariable, pendant tout le développement, chez le Blé, la Capucine, la Saponaire et le *Salsola*; les deux premières espèces ont leur maximum de poids frais à l'éclairement 4 et les deux dernières l'ont en 5, depuis le début du développement jusqu'à l'époque à laquelle les fruits sont mûrs.

L'optimum lumineux pour le poids frais se déplace au contraire au cours du développement pour toutes les autres espèces étudiées. L'éclairement auquel le poids frais a été le plus considérable a varié de 3 à 5 pour le Pois, de 2 à 4 pour le Radis, de 4 à 5 pour la Mercuriale, l'*Amarantus* et l'*Atriplex*. Ces conclusions concernent les plantes entières; elles sont également vraies pour l'ensemble des tiges et des feuilles considéré en particulier; mais l'optimum pour le poids frais des racines ou pour celui des fruits est généralement plus élevé que celui qui correspond au poids frais des tiges et des feuilles; ce fait a été constaté d'une manière particulièrement nette chez le Blé, pour ce qui concerne les fruits, et chez les Radis, le Pois, la Capucine et l'*Atriplex* pour ce qui concerne l'appareil radiculaire.

Le poids frais des pieds femelles de Mercuriale s'est montré supérieur à celui des pieds mâles sous tous les éclairements; les différences de poids entre les plantes des deux sexes sont plus marquées lorsque le développement a lieu à un éclairement plus intense; elles sont aussi d'autant plus nettes que les plantes sont plus âgées.

Au début du développement, le poids frais des jeunes plantes atteint son maximum en 2 pour le Radis, en 3 pour le Pois, en 4 pour le Blé, la Mercuriale, la Capucine, l'*Amarantus* et l'*Atriplex*, en 5 pour la Saponaire et le *Salsola*. A la fin du développement, le Blé, le Radis et la Capucine sont les seules espèces pour lesquelles le maximum de poids frais soit atteint à la lumière solaire atténuée (en 4), pour toutes les autres espèces, c'est à la lumière solaire directe que le poids frais est le plus considérable.

On voit que les résultats obtenus dans la détermination des optima lumineux pour le poids frais des différentes plantes étudiées ne sont pas les mêmes que ceux auxquels ont abouti

les déterminations d'optima pour le poids sec des mêmes espèces. Ces différences sont dues à la variation de la teneur en eau des tissus, suivant l'éclairement.

Nous avons vu que, pour la plupart des plantes étudiées, le poids de la substance sèche atteint son maximum, à la fin du développement, chez les individus cultivés à l'éclairement le plus intense ; les plantes développées aux différentes lumières atténuées ont un poids sec d'autant plus faible que ces lumières sont moins intenses. Nous verrons plus loin que la teneur en eau varie, suivant l'éclairement, d'une manière absolument opposée à celle du poids sec ; or il arrive souvent que l'augmentation de la teneur en eau, qui a lieu à mesure que l'éclairement diminue, compense et même surpasse la diminution éprouvée par le poids sec ; il en résulte que la variation du poids frais des plantes, suivant l'éclairement auquel elles sont soumises, ne correspond pas à celle de leur poids sec.

Si maintenant, au lieu de considérer les éclairements auxquels le poids frais des neuf plantes dont il vient d'être question s'est montré le plus considérable aux divers stades étudiés, on cherche quelles ont été les intensités lumineuses auxquelles l'*augmentation* du poids frais a été la plus grande, à ces divers stades, et pour chacune des neuf plantes considérées, on arrive aux résultats suivants :

L'éclairement le plus favorable à l'augmentation du poids frais varie, au cours du développement, pour toutes les plantes, excepté pour le *Salsola* dont l'augmentation de poids frais est toujours plus forte à l'éclairement le plus intense, et pour la Capucine dont l'augmentation de la substance fraîche est toujours plus considérable à l'éclairement 4.

Chez le Pois, le Blé et l'*Atriplex*, l'éclairement le plus favorable à l'augmentation du poids frais varie, au cours du développement ; il est successivement représenté par des lumières dont l'intensité croît à mesure que les plantes vieillissent ; cet éclairement optimum passe ainsi, pour l'*Atriplex* et le Blé, de 4 à 5 et pour le Pois, de 3 à 5.

Chez le Radis, la Mercuriale et l'*Amarantus*, le maximum d'augmentation du poids frais a lieu, jusqu'à l'époque de la maturation des fruits, à des éclairements d'autant plus intenses

que le développement est plus avancé; puis au moment où les fruits mûrissent, et jusqu'à la fin de la période végétative, l'éclairement optimum pour l'augmentation du poids frais correspond à un éclairement moins intense que celui qui se trouvait être le plus favorable au moment de la floraison. Cet abaissement de la courbe de l'optimum, à la fin de la période végétative, peut s'expliquer de la façon suivante :

Les résultats exposés dans ce travail, ainsi que ceux obtenus jusqu'ici par de nombreux auteurs, montrent que lorsqu'on cultive des végétaux supérieurs à des éclairements faibles, l'appareil floral se développe mal; il est d'autant plus réduit que le développement a lieu à une intensité lumineuse plus faible. D'autre part, lorsque la lumière n'est pas trop atténuée, les matériaux qui restent libres par suite de la production faible ou nulle d'organes reproducteurs sont dépensés pour la formation de pousses et de feuilles nouvelles; la surface assimilatrice des plantes devient, de ce fait, plus grande dans les individus sans fleurs que dans les plantes à fleurs. Il en résulte que, sous les éclairements forts, pendant la période de maturation des fruits, l'assimilation se ralentit dans les feuilles qui vieillissent, au contraire à la lumière atténuée l'assimilation devient plus active par suite de la formation de nouveaux organes dont l'énergie assimilatrice est très grande. On comprend donc que chez certaines plantes, telles que l'*Amarantus*, par exemple, l'augmentation du poids frais soit plus grande à l'éclairement 5, au moment de la floraison, tandis qu'un peu plus tard, au moment de la maturation des fruits, l'accroissement en substance fraîche est beaucoup plus rapide chez les individus cultivés à une intensité lumineuse plus faible (en 4).

Chez la Saponaire, depuis le début du développement jusqu'à l'époque de la floraison, l'augmentation du poids frais est toujours plus forte à l'éclairement le plus intense; puis, à partir de ce stade, on constate le même phénomène qui vient d'être indiqué pour le Radis, la Mercuriale et l'*Amarantus* : c'est à la lumière solaire atténuée que l'augmentation du poids frais est la plus active.

3. — Influence de l'éclairement sur la teneur en eau des plantes.

J'ai réuni, dans les tableaux suivants, les teneurs en substance sèche et en eau chez les plantes sur lesquelles ont porté mes expériences. Les nombres qui figurent dans ces tableaux ont été obtenus par le calcul, d'après les résultats exposés dans les deux chapitres précédents, et sont rapportés à cent grammes de substance fraîche.

1° *Triticum vulgare.*

Au moment où les plantes sont encore très jeunes, la teneur

Variation de la teneur en substance sèche et en eau chez le *Triticum vulgare* au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

Stades du développement	Teneur en substance sèche de 100gr de substance fraîche.					Teneur en eau de 100gr de substance fraîche				
	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
Une seule feuille développée.										
Plantes entières	24	**25,5**	20	23	19	76	74,5	80	77	**81**
5 feuilles développées.										
Tiges et feuilles	9	11,7	10,8	12	**14,7**	**91**	88,3	89,2	88	85,3
Racines	27	22,8	26	24	**37,6**	73	**77,2**	74	76	62,4
Plantes entières	11	12	11,6	13	**15,6**	**89**	88	88,4	87	84,4
Plantes en fleurs.										
Tiges, feuilles, épis	+	14	17,5	17,6	**24**	+	**86**	82,5	82,4	76
Racines	+	41	36,8	24	**46**	+	59	63,2	**76**	54
Plantes entières	+	14,6	18,5	18	**26**	+	**85.4**	81,5	82	74
Plantes en fruits.										
Tiges et feuilles	+	22,6 [1]	**31.7**	**31**	29	+	**77,4** [1]	68,3	69	71
Épis	+	+	27,6	29	**30.5**	+	+	**72.4**	71	69,5
Racines	+	33	45,8	55	**56.6**	+	**67**	54,2	45	43,4
Plantes entières	+	22,7	33	**34**	32	+	**77,3**	67	66	68
Plantes flétries.										
Tiges et feuilles	+	+	27	**48**	35,5	+	+	**73**	52	64,5
Racines	+	+	53,8	**73**	49,6	+	+	46,2	27	**50,4**
Plantes entières	+	+	27	**51**	36,5	+	+	**73**	49	63,5

(1) Le Blé sous cet éclairement n'a jamais atteint le quatrième stade.

en eau paraît présenter son minimum à un éclairement très faible (en 2), le maximum correspondant alors à la lumière solaire directe. Dans la suite du développement et jusqu'à l'époque de la floraison, les plantes sont d'autant plus riches en eau qu'elles se développent à un éclairement moins intense. Le minimum d'hydratation correspond à la lumière solaire directe aussi bien pour la partie aérienne des plantes que pour leur partie souterraine.

A l'époque de la maturation des fruits, le minimum d'hydratation est en 3-4 pour l'ensemble de la tige et des feuilles; il est en 5 pour les fruits et pour la racine.

A la fin de la période végétative, lorsque les plantes se dessèchent, on voit que le minimum d'hydratation est encore en 4; la dessiccation des feuilles, des tiges, et surtout des racines, est donc beaucoup plus rapide à l'éclairement 4 qu'à une lumière plus atténuée, et qu'à une lumière plus intense.

L'étude du tableau indiquant la teneur en eau du Blé, montre qu'à partir du moment où les plantules germent, elles s'enrichissent peu à peu en eau; la teneur en eau augmente jusqu'à un certain stade (cinq feuilles développées), à partir duquel elle diminue progressivement jusqu'à la fin de la période végétative. Cette variation dans la richesse en eau des tissus du Blé a lieu sous tous les éclairements étudiés : elle porte aussi bien sur la partie aérienne des plantes que sur leur partie souterraine.

L'appareil radiculaire du Blé est toujours moins riche en eau que les parties vertes.

2° *Mercurialis annua.*

D'une manière à peu près générale, pendant tout le développement du *Mercurialis annua*, la teneur en eau des plantes est plus grande chez les individus croissant à un éclairement peu intense.

La Mercuriale n'a été étudiée au point de vue de sa teneur en eau qu'à partir du moment où les plantes avaient déjà huit feuilles développées. On voit que, pour cette espèce, la

teneur en eau diminue à partir du premier stade étudié jusqu'à la fin de la période végétative.

La différence dans la teneur en eau chez les pieds mâles et chez les pieds femelles est assez faible, et peu constante aux divers éclairements étudiés.

Variation de la teneur en substance sèche et en eau chez le *Mercurialis annua* au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

STADES DU DÉVELOPPEMENT	TENEUR EN SUBSTANCE SÈCHE DE 100^{gr} DE SUBST. FRAICHE.					TENEUR EN EAU DE 100^{gr} DE SUBSTANCE FRAICHE.				
	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
Plantes à 8 feuilles.										
Tiges et feuilles........	9	10,7	11	12	**18**	**91**	89,3	89	88	82
Racines...............	**42,8**	12	9,6	7,8	19,8	57,2	88	90,4	**92,2**	80,2
Plantes entières.......	10	10,8	10,6	11	**18**	**90**	89,2	89,3	89	82
Plantes en fleurs.										
mâles. Tiges, feuilles, fleurs.	**14**	12	13	**14**	12	86	**88**	87	86	**88**
mâles. Racines............	**22**	14	12	14	7,5	78	86	88	86	**92,5**
mâles. Plantes entières....	**14,7**	12	13	**14**	11	85,3	88	87	86	**89**
femel. Tiges, feuilles, fleurs.	12,6	12	**13**	12	11	87,4	88	87	88	**89**
femel. Racines............	**26,7**	13	9	10	7,5	73,3	87	91	90	**92,5**
femel. Plantes entières....	**13**	12,5	12	12	10	87	87,5	88	88	**90**
Époque de la fructification.										
mâles. Tiges, feuilles, fleurs.	13	13	15	12	**16**	87	87	85	**88**	84
mâles. Racines............	**39**	27	25,8	20	25,7	61	73	74,2	**80**	74,3
mâles. Plantes entières....	15	13,6	15,7	12,7	**16,7**	85	86,4	84,3	**87,3**	83,3
femel. Tiges, feuilles, fruits.	12	14	16	18	**19**	**88**	86	84	82	81
femel. Racines............	**32**	23	29,8	21	24	68	77	70,2	**79**	76
femel. Plantes entières....	13	14,5	16,7	18,5	**19,7**	**87**	85,5	83,3	81,5	80,3
Fin de la végétation.										
mâles. Tiges, feuilles, fleurs.	12	15	17	14,8	**21,5**	**88**	85	83	85,2	78,5
mâles. Racines............	**38**	31	32	28	24,7	62	69	68	72	**75,3**
mâles. Plantes entières....	13,6	15,4	17,6	15	**21,7**	**86,4**	84,6	82,4	85	78,3
femel. Tiges, feuilles, fruits.	14	17	17	19,5	**21**	**86**	83	83	80,5	79
femel. Racines............	36	34	**38**	33	32	64	66	62	67	**68**
femel. Plantes entières....	15	17,6	17,7	20	**22**	**85**	82,4	82,3	80	78

Au début du développement de la Mercuriale, l'appareil radiculaire est plus hydraté que l'appareil aérien dans les éclai-

rements intenses, tandis que le contraire a lieu dans les éclairements faibles.

A partir de la fin de la floraison, l'appareil radiculaire est moins riche en eau que les parties vertes, chez les plantes cultivées sous tous les éclairements, et la différence d'hydratation entre ces deux régions de la plante est d'autant plus grande que l'éclairement est moins intense.

3° *Raphanus sativus.*

La teneur en eau augmente progressivement, chez le Radis, à mesure que l'éclairement diminue.

Variation de la teneur en substance sèche et en eau chez le *Raphanus sativus* au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

STADES DU DÉVELOPPEMENT	TENEUR EN SUBSTANCE SÈCHE DE 100gr DE SUBST. FRAICHE.					TENEUR EN EAU DE 100gr DE SUBSTANCE FRAICHE.				
	Eclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5	Eclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
Cotylédons étalés.										
Plantes entières.......	5,6	6,4	9,8	11,4	**18,7**	**94,4**	93,6	90,2	88,6	81,3
4 feuilles développées.										
Tiges et feuilles... ...	6,6	8	10,2	12	**13,2**	**93,4**	92	89,8	88	86,8
Racines...............	4,8	**8,4**	6,7	7,6	7,4	**95,2**	91,6	93,3	92,4	92,6
Plantes entières.......	6	8	9,1	**10,6**	**10,7**	**94**	92	90,9	89,4	89,3
Début de la floraison.										
Tiges et feuilles.......	+	7	8	10,2	**13**	+	**93**	92	89,8	87
Racines	+	**10,4**	4,8	6,3	5,8	+	89,6	**95,2**	93,7	94,2
Plantes entières.......	+	7,3	6,8	**9**	**8,7**	+	**92,7**	**93,2**	91	91,3
Plantes en fleurs.										
Tiges, feuilles, fleurs...	+	10,5	7,5	10,4	**12,1**	+	89,5	**92,5**	89 ,	87,9
Racines...............	+	**9,7**	8	7,4	8	+	90,3	**92**	**92** ,	**92**
Plantes entières.......	+	10,4	7,6	9,8	**15,3**	+	89,6	**92**	90 ,	84,7
Fin de la floraison.										
Tiges, feuilles, fleurs et jeunes fruits........	+	11	**13**	11,2	**13,8**	+	**89**	87	**88,8**	86,2
Racines...............	+	**11**	9,6	13,8	9,4	+	89	**90,4**	86,2	**90,6**
Plantes entières......	+	11	**12**	11,6	**12,8**	+	**89**	88	**88,4**	87,2
Fruits mûrs.										
Tiges et feuilles.......	+	9,5	18,3	20,6	**23,2**	+	**90,5**	81,7	79,4	76,8
Fruits	+	9,6	**25,1**	22,8	21,5	+	**90,4**	74,9	77,2	78,5
Racines...............	+	**13,8**	8,4	9	11,7	+	86,2	**91,6**	**91**	88,3
Plantes entières.......	+	9,7	17,5	**18,8**	17,7	+	**90,3**	82,5	81,2	82,3

Au cours du développement sous les différents éclairements, la richesse en eau des tissus augmente jusqu'au début de la floraison et diminue ensuite.

Pendant tout le développement, la partie souterraine est plus riche en eau que la partie aérienne, sous les différents éclairements.

4° *Pisum sativum*.

La teneur en eau est d'autant plus grande, chez le Pois, que l'éclairement auquel les plantes se développent est moins intense.

Variation de la teneur en substance sèche et en eau chez le *Pisum sativum* au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

STADES DU DÉVELOPPEMENT	TENEUR EN SUBSTANCE SÈCHE DE 100gr DE SUBSTANCE FRAICHE.					TENEUR EN EAU DE 100gr DE SUBSTANCE FRAICHE.				
	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
2 feuilles développées.										
Plantes entières...	10	12	12,6	**14,4**	**14,8**	**90**	88	87,4	85,6	85,2
6 feuilles développées.										
Tiges et feuilles...	6,3	8,7	10,7	12,2	**14**	**93,7**	91,3	89,3	87,8	86
Racines...........	5,6	6,9	8,8	8,4	**11,5**	**94,4**	93,1	91,2	91,6	88,5
Plantes entières...	6	8,1	10	10,7	**13**	**94**	91,9	90	89,3	87
Floraison.										
Tiges, feuilles, fleurs	11,2 (1)	10,6	**14,8**	11,6	13,8	88,8 (1)	**89,4**	85,2	88,4	86,2
Racines...........	5	19,3	**29,7**	21	28,2	**95**	80,7	70,3	79	71,8
Plantes entières...	10,3	11	**15,2**	11,8	14,4	**89,7**	**89**	84,8	88,2	85,6
Fruits mûrs.										
Tiges et feuilles...	+	16,6	20,1	**32,1**	23,6	+	**83,4**	79,9	67,9	76,4
Racines...........	+	**52,3**	35,2	36,6	32,1	+	47,7	64,8	63,4	**67,9**
Fruits. Péricarpes.	+	9	8	11,1	**12,3**	+	91	92	88,9	87,7
Fruits. Graines...	+	21,4	**31,5**	30,8	30,4	+	**78,6**	**62,5**	69,2	69,6
Plantes entières...	+	16,5	20	**27,4**	23,4	+	**83,5**	80	72,6	76,6

A partir du moment où les plantes germent jusqu'à celui où la sixième feuille est développée, la richesse en eau des tissus

(1) Les Pois récoltés à cet éclairement n'ont pas atteint le troisième stade.

augmente sous les différents éclairements ; elle diminue ensuite progressivement jusqu'à la fin de la période végétative.

Au début du développement, la partie souterraine du Pois est plus hydratée que la partie aérienne ; à partir du stade de la floraison, le contraire a lieu, les parties vertes sont plus riches en eau que les racines.

5° *Tropæolum majus.*

Pendant tout le développement de la Capucine, la teneur en eau des tissus est d'autant plus grande que l'éclairement auquel croissent les plantes est moins intense.

Variation de la teneur en substance sèche et en eau chez le *Tropæolum majus* au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

STADES DU DÉVELOPPEMENT	TENEUR EN SUBSTANCE SÈCHE DE 100gr DE SUBSTANCE FRAICHE					TENEUR EN EAU DE 100gr DE SUBSTANCE FRAICHE.				
	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
2 feuilles développées.										
Plantes entières...	9	12,6	14,6	15,8	**17,3**	**91**	87,4	85,4	84,2	82,7
6 feuilles développées.										
Tiges et feuilles...	5,2	7,5	11,4	11	**14,5**	**94,8**	92,5	88,6	89	85,5
Racines...........	**12,2**	7,3	7,9	10	**12,3**	87,8	**92,7**	**92,1**	90	87,7
Plantes entières...	7,3	7,4	10,4	10,8	**13,5**	**92,7**	**92,6**	89,6	89,2	86,5
Début de la floraison.										
Tiges, feuilles, fleurs	7,2 (1)	9,5	12,7	12,1	**15,9**	**92,8** (1)	90,5	87,3	87,9	84,1
Racines...........	17,3	13,2	17,5	**19,3**	16,1	82,7	**86,8**	82,5	80,7	83,9
Plantes entières...	7,5	9,5	12,9	12,2	**15,9**	**92,5**	90,5	87,1	87,8	84,1
Plantes en fleurs.										
Tiges, feuilles, fleurs	7,3 (1)	8,4	11,8	9,9	**16,6**	**92,7** (1)	91,6	88,2	90,1	83,4
Racines...........	15,3	23,1	**26,1**	21,2	25,2	**84,7**	76,9	73,9	78,8	74,8
Plantes entières...	7,4	8,5	12	10	**16,9**	**92,6**	91,5	88	90	83,1
Plantes en fruits.										
Tiges, feuilles, fruits	7,5 (1)	8,4	16,6	18	**32,7**	**92,5** (1)	91,6	83,4	82	67,3
Racines...........	15,3	23,1	31,1	32,8	**68,4**	**84,7**	76,9	68,9	67,2	31,6
Plantes entières...	7,6	8,5	16,9	18,1	**33,7**	**92,4**	91,5	83,1	81,9	66,3

(1) La Capucine récoltée sous cet éclairement n'avait pas atteint ce stade.

Sous les éclairements les plus intenses, 3, 4 et 5, les plantes ont une teneur en eau qui augmente progressivement jusqu'à un stade voisin du début de la floraison, puis diminue peu à peu jusqu'à la fin de la période de végétation. Dans les éclairements faibles (1 et 2), la teneur en eau augmente au début du développement, puis se maintient à peu près constante jusqu'à ce que les plantes cessent de se développer et meurent.

Pendant les premières phases du développement, la richesse en eau des racines est plus grande que celle des tiges, surtout chez les plantes cultivées à de fortes intensités lumineuses. A partir du moment où les plantes commencent à fleurir, on constate au contraire une infériorité de teneur en eau dans l'appareil radiculaire; à la fin de la période de végétation, la différence entre la proportion d'eau contenue dans les racines et celle qui se trouve dans les parties vertes est d'autant plus grande que les plantes ont poussé à un éclairement plus intense.

6° *Saponaria officinalis.*

Variation de la teneur en substance sèche et en eau chez le *Saponaria officinalis* au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

STADES DU DÉVELOPPEMENT	TENEUR EN SUBSTANCE SÈCHE DE 100gr DE SUBS. FRAICHE.					TENEUR EN EAU DE 100gr DE SUBSTANCE FRAICHE.				
	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
Cotylédons étalés.										
Plantes entières	11,5	11,5	14,8	15,1	**16,4**	**88,5**	**88,5**	85,2	84,9	83,6
Plantes ayant 12 feuilles.										
Tiges et feuilles	+	11,2	13,1	13,2	**16,6**	+	**88,8**	86,9	86,8	83,4
Racines	+	12,5	13,1	15,4	**19,8**	+	**87,5**	86,9	84,6	80,2
Plantes entières	+	11,3	13,1	13,6	**17,1**	+	**88,7**	86,9	86,4	82,9
Plantes ayant 22 feuilles.										
Tiges et feuilles	+	+	13,2	14,8	**15,2**	+	+	**86,8**	85,2	84,8
Racines	+	+	16,7	19,6	**20,7**	+	+	**83,3**	80,4	79,3
Plantes entières	+	+	14,1	15,8	**16,9**	+	+	**85,9**	84,2	83,1
Plantes en fleurs.										
Tiges, feuilles et fleurs	+	+	+	15,2	**26,9**	+	+	+	**84,8**	73,1
Racines	+	+	+	26,2	**31,7**	+	+	+	**73,8**	68,3
Plantes entières	+	+	+	18,9	**28,4**	+	+	+	**81,1**	71,6

Pendant tout le développement de la Saponaire, la teneur en eau des plantes est d'autant plus grande que l'éclairement auquel ces plantes sont cultivées est moins intense.

La teneur en eau augmente depuis le début du développement jusqu'à ce que les plantes aient de douze à vingt-deux feuilles, elle diminue ensuite jusqu'à ce que les organes aériens cessent de se développer et meurent. Elle est toujours moins grande pour la racine que pour l'ensemble de la tige et des feuilles, et la différence entre la teneur en eau de l'appareil souterrain et celle de la partie aérienne est généralement plus grande chez les plantes qui se développent à un éclairement intense.

7° *Amarantus retroflexus.*

Pendant tout son développement, l'*Amarantus* est constitué

Variation de la teneur en substance sèche et en eau chez l'*Amarantus retroflexus* au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

STADES DU DÉVELOPPEMENT	TENEUR EN SUBSTANCE SECHE DE 100gr DE SUBS. FRAICHE.					TENEUR EN EAU DE 100gr DE SUBSTANCE FRAICHE.				
	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5	Éclairem. nt 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
Cotylédons étalés.										
Plantes entières.......	»	16,1	18,5	20,4	**21,9**	»	**83,9**	81,5	79,6	78,4
Plantes ayant 6 feuilles.										
Tiges et feuilles.......	+	15,1	18,1	21,3	**24,3**	+	**84,9**	81,9	78,7	75,7
Racines...............	+	13,4	14,2	19,5	**21,1**	+	**86,6**	85,8	80,5	78,9
Plantes entières.......	+	14,9	17,4	21,1	**23,9**	+	**85,1**	82,6	78,9	76,1
Début de la floraison.										
Tiges, feuilles et fleurs.	+	12,4	19,1	22,1	**24,5**	+	**87,6**	80,9	77,9	75,5
Racines...............	+	21,4	21,4	21,9	**22,5**	+	**78,6**	**78,6**	78,1	77,5
Plantes entières.......	+	12,8	19,3	22,1	**24,4**	+	**87,2**	80,7	77,9	75,6
Fin de la floraison.										
Tiges, feuilles et fleurs.	+	»	15,3	**18,8**	**18,8**	+	»	**84,7**	81,2	81,2
Racines...............	+	»	20,7	**24,1**	**24,9**	+	»	**79,3**	75,9	75,1
Plantes entières.......	+	»	15,5	**19,3**	**19,3**	+	»	**84,5**	80,7	80,7
Plantes en fruits.										
Tiges, feuilles et fruits.	+	23,3	26,3	28,2	**38,8**	+	**76,7**	73,7	71,8	61,2
Racines...............	+	21,1	41,2	28,5	**32,3**	+	**78,9**	68,8	71,5	67,7
Plantes entières.......	+	23,2	26,4	28,3	**38,4**	+	**76,8**	73,6	71,7	61,6

par des tissus qui sont d'autant plus riches en eau que l'éclairement auquel a lieu le développement est moins intense. Sous les éclairements 3, 4 et 5, à partir du stade qui correspond à l'étalement des cotylédons jusqu'au stade de la floraison, la teneur en eau des plantes diminue progressivement ; elle augmente pendant la floraison et diminue ensuite jusqu'à la mort des plantes. Sous l'éclairement 2, la teneur en eau de l'*Amarantus* augmente jusqu'à la fin de la floraison et diminue ensuite jusqu'à ce que tout développement ait cessé.

Au début de la période végétative, l'appareil radiculaire de l'*Amarantus* est plus hydraté que l'appareil aérien, sous tous les éclairements. Il en est ainsi jusqu'au début de la floraison, sous les éclairements 4 et 5. Sous les intensités lumineuses 2 et 3, l'ensemble des organes aériens devient plus riche en eau que la racine avant que la floraison ait commencé, et conserve cette plus grande hydratation jusqu'à la fin du développement. En 4 et en 5, à la fin de la période de floraison, la racine est moins hydratée que l'appareil aérien ; il en est ainsi jusqu'à la mort des plantes sous l'éclairement 4, mais en 5 l'appareil aérien subit une dessiccation intense pendant la maturation des fruits, et à la fin de cette période sa teneur en eau est plus faible que celle de la racine.

8° *Salsola Kali.*

La teneur en eau du *Salsola* est d'autant plus grande que le développement a lieu à un éclairement moins intense. Sous toutes les intensités lumineuses, cette teneur augmente depuis la germination jusqu'au stade de la floraison, puis diminue ensuite jusqu'à la fin du développement.

Pendant toute la durée de la période végétative, la racine est moins riche en eau que l'appareil aérien, quel que soit l'éclairement auquel les plantes se développent.

Variation de la teneur en substance sèche et en eau chez le *Salsola Kali* au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

STADES DU DÉVELOPPEMENT	TENEUR EN SUBSTANCE SÈCHE DE 100gr DE SUBS. FRAICHE.					TENEUR EN EAU DE 100gr DE SUBSTANCE FRAICHE.				
	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
Cotylédons étalés.										
Plantes entières.......	»	»	20	22,2	**28,6**	»	»	**80**	77,8	71,4
Plantes à 8 feuilles.										
Tiges et feuilles.......	+	+	»	10,3	**11,4**	+	+	»	**89.7**	88,6
Racines	+	+	»	25,0	**26,3**	+	+	»	**75.0**	73,7
Plantes entières.......	+	+	»	10,9	**12,3**	+	+	»	**89,1**	87,7
Plantes à 16 feuilles.										
Tiges et feuilles.......	+	+	»	12,1	12,1	+	+	»	87,9	87,9
Racines	+	+	»	19,6	**20.9**	+	+	»	**80,4**	79,1
Plantes entières.......	+	+	»	12,5	12,5	+	+	»	87,5	87,5
Plantes en fleurs.										
Tiges, feuilles et fleurs.	+	+	»	10,1	**10.8**	+	+	»	**89.9**	89,2
Racines	+	+	»	16,7	**19,4**	+	+	»	**83.3**	80,6
Plantes entières.......	+	+	»	10,3	**11,1**	+	+	»	**89.7**	88,9
Plantes en fruits.										
Tiges, feuilles et fruits.	+	+	»	14,7	**16,7**	+	+	»	**85,3**	83,3
Racines	+	+	»	19,7	**27.4**	+	+	»	**80.3**	72,6
Plantes entières.......	+	+	»	15,1	**16,8**	+	+	»	**84,9**	83,2
Fin de la période végétative.										
Tiges, feuilles et fruits.	+	+	25,3	3 ,2	**57,6**	+	+	**74,7**	65,8	42,4
Racines	+	+	35,3	4, 8	**68,5**	+	+	**64.7**	52,2	31,5
Plantes entières.......	+	+	25,8	3, 7	**57,7**	+	+	**74,2**	65,3	42,3

9° *Atriplex crassifolia.*

La teneur en eau de l'*Atriplex* est d'autant plus grande que le développement a lieu à un éclairement moins intense. Sous l'intensité lumineuse la plus forte, elle augmente jusqu'au moment où la floraison se produit, et diminue ensuite jusqu'à ce que les plantes meurent.

L'appareil radiculaire est moins hydraté que l'appareil aérien pendant tout le développement et quelle que soit l'intensité lumineuse à laquelle les plantes sont cultivées; cette différence

Variation de la teneur en substance sèche et en eau chez l'*Atriplex crassifolia* au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

STADES DU DÉVELOPPEMENT	TENEUR EN SUBSTANCE SÈCHE DE 100^{gr} DE SUBS. FRAICHE.					TENEUR EN EAU DE 100^{gr} DE SUBSTANCE FRAICHE.				
	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
Plantes à 8 feuilles.										
Tiges et feuilles.......	+	+	12,3	12,4	**19,2**	+	+	**87,7**	**87,6**	80,8
Racines...............	+	+	23,8	28,6	**29,3**	+	+	**76,2**	71,4	70,7
Plantes entières.......	+	+	12,5	13,1	**20,6**	+	+	**87,5**	86,9	79,4
Plantes à 12 feuilles.										
Tiges et feuilles.......	+	+	11,9	12,9	**16 6**	+	+	**88.1**	87,1	83,4
Racines...............	+	+	22,2	24,2	**26,6**	+	+	**77.8**	75,8	73,4
Plantes entières.......	+	+	12,8	13,4	**16,9**	+	+	**87.2**	86,6	83,1
Fin de la floraison.										
Tiges, feuilles et fleurs.	+	+	18,3	18,2	**22,2**	+	+	**81,7**	**81,8**	77,8
Racines....	+	+	26,9	29,7	**32,5**	+	+	**73.1**	70,3	67,5
Plantes entières.......	+	+	19,7	18,5	**22,5**	+	+	80,3	**81,5**	77,5
Plantes en fruits.										
Tiges, feuilles et fruits.	+	+	+	38,9	**41,9**	+	+	+	**61.1**	58,1
Racines...............	+	+	+	35,9	**42,7**	+	+	+	**64.1**	57,3
Plantes entières.......	+	+	+	38,7	**41,9**	+	+	+	**61,3**	58,1

d'hydration entre la racine et l'appareil aérien devient toutefois très faible à la fin du développement, et on constate même qu'à l'éclairement 4 c'est la racine qui est plus hydratée que l'ensemble de la tige, des feuilles et des fruits, quand l'*Atriplex* cesse de se développer et meurt.

Conclusions.

En résumé, on voit que, d'une manière générale, les végétaux ont une teneur en eau d'autant plus grande qu'ils se développent à un éclairement moins intense.

Quelle que soit l'intensité lumineuse à laquelle croissent les plantes étudiées, la teneur en eau des tissus augmente depuis le début du développement jusqu'à un stade voisin de celui de la floraison, puis cette teneur diminue progressivement jusqu'à la fin de la période végétative.

Chez les plantes habituées à vivre normalement à de fortes intensités lumineuses (Saponaire, *Salsola*, *Atriplex*), la teneur en eau de la racine est moins grande que celle de l'ensemble des organes aériens pendant toute la durée de la végétation, et quel que soit l'éclairement auquel a lieu le développement. Il en est de même pour le Blé.

Chez le Radis, dont la partie souterraine est tuberculeuse, on observe un phénomène absolument contraire : pendant toute la durée du développement, et quel que soit l'éclairement auquel les plantes sont soumises, l'appareil souterrain est plus riche en eau que l'appareil aérien.

Chez toutes les autres plantes étudiées, les racines sont plus riches en eau que les organes aériens au début du développement, tandis qu'au contraire ceux-ci sont plus hydratés que les racines à partir d'un stade plus ou moins avancé suivant les plantes et jusqu'à la fin du développement.

4. — Influence de l'intensité de l'éclairement sur le développement général, la croissance, et la forme des plantes.

1° *Triticum vulgare*.

Germination. — L'influence d'éclairements d'intensités différentes sur le début du développement du Blé a été étudiée à l'aide des appareils décrits dans les premières pages de ce Mémoire (pages 102 à 106) et représentés par la figure 1.

Les graines ont été semées le même jour et à la même heure, à l'obscurité et sous les cinq éclairements. La germination a commencé dès le lendemain et s'est produite en même temps dans tous les lots.

Le troisième jour, la radicule atteint une longueur de 2 millimètres environ sous tous les éclairements.

Le quatrième jour, la gemmule commence à se dégager de la graine d'une manière à peu près égale dans les différents lots. Ce n'est que le cinquième jour que l'on observe une différence notable dans son développement suivant l'intensité lumineuse à laquelle la germination a lieu. La gemmule présente sa

longueur maxima à l'obscurité ; dans les autres lots, elle est d'autant plus petite que les plantules se sont développées à un éclairement plus intense. La longueur de la jeune racine est à son maximum à l'éclairement 1 ; cet organe est moins développé dans les plantules croissant à l'obscurité ; en allant de l'éclairement 1 à l'éclairement 5 sa longueur diminue progressivement.

Le sixième jour, on peut déjà constater des différences dans la coloration des parties aériennes des jeunes plantes ; la teinte verte est à peu près la même en 3, 4 et 5, elle est moins vive en 2, moins vive encore en 1 ; enfin à l'obscurité on n'observe aucune trace de pigment vert. La base de la partie aérienne des jeunes plantes développées sous les éclairements 3, 4, 5 est colorée en rouge par de l'anthocyane ; les individus qui ont poussé à l'obscurité ainsi qu'en 1 et 2 en sont totalement dépourvus ; la coloration est d'autant plus intense en 3, 4 et 5 que les plantules sont soumises à un éclairement plus fort.

Le huitième jour, la première feuille commence à s'étaler en 1, 2, 3, 4 et 5, et atteint son maximum de longueur à l'obscurité (planche VII, stade I) ; la longueur de la première feuille est d'autant plus petite dans les différents lots de plantes, que celles-ci se sont développées à des éclairements plus intenses.

Il résulte de l'ensemble de ces observations que la première manifestation visible du phénomène de la germination (sortie de la radicule) ne paraît pas être influencée par la lumière. Pendant la partie du développement du Blé qui se trouve comprise entre la sortie de la radicule et l'étalement de la première feuille, l'optimum lumineux pour le développement général paraît être représenté par l'intensité lumineuse 1 ; sous cet éclairement, la croissance de la première racine et de la première feuille est plus rapide.

Enfin la coloration verte due à la présence de la chlorophylle, et la coloration rouge due à celle de l'anthocyane, sont d'autant plus intenses que les plantules se développent sous des éclairements plus forts.

Ces faits ont été confirmés par les résultats obtenus dans les expériences faites à l'aide du second dispositif (cultures en tubes) ; ces dernières m'ont servi d'une manière générale à contrôler

les résultats obtenus dans les cultures faites en employant le premier dispositif.

Développement de l'appareil végétatif. — Lorsque la première feuille est constituée, les plantes cultivées à l'obscurité cessent de se développer et meurent; celles qui sont exposées aux différentes lumières diffuses qui nous occupent continuent à croître et atteignent le stade 2 (cinq feuilles complètement développées) à la même époque sous tous les éclairements. A ce moment, on observe entre les plantes des divers lots des différences qui ne sont plus les mêmes que celles qui ont été constatées au stade précédent. Le tableau ci-dessous renferme les résultats obtenus dans les mensurations qui ont été faites sur les plantes récoltées aux différents stades de développement dont je vais parler, et sous les cinq éclairements étudiés.

TRITICUM VULGARE	1er STADE						2e STADE				
	Éclairements						Éclairements				
	0	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
Hauteur de la partie aérienne	**24**cm	16	12	9	9	9	37	**53**	51	44	39
Longueur de la racine	12	**16**	15	15	13	10	12	16	18	**20**	17
Longueur moyenne d'une feuille	**15**	12	9	6	6	5	25	**39**	31	30	28
Largeur moyenne d'une feuille	0,25	0,25	0,25	0,25	0,25	0,20	0,25	0,35	0,40	**0,55**	**0,55**

TRITICUM VULGARE (*suite*)	3e STADE				4e STADE			
	Éclairements				Éclairements			
	2	3	4	5	2	3	4	5
Hauteur de la partie aérienne	77	94	**109**	82	89	104	**125**	112
Longueur de la racine	16	18	**23**	21	16	18	**25**	21
Longueur moyenne d'une feuille	**39**	31	30	28	**39**	38	32	28
Largeur moyenne d'une feuille	0,50	0,50	**0,85**	0,70	0,50	0,60	**0,85**	0,70

Lorsque les plantes ont leur cinquième feuille complètement développée, elles atteignent leur maximum de hauteur à l'éclai-

rement 2 (planche VII, stade II) ; c'est aussi sous cette intensité lumineuse que les feuilles présentent leur plus grande longueur ; la largeur des limbes est à son maximum sous un éclairement un peu plus intense (4-5).

Le port des plantes est déjà un peu différent suivant l'intensité lumineuse à laquelle a lieu le développement ; la tige est nettement perpendiculaire au sol en 4 et 5, tandis qu'elle montre en 1 et 2 une tendance à la reptation. D'autre part, les individus qui se développent à une lumière intense, en 4 et surtout en 5, présentent à leur base une ramification de la tige que l'on ne rencontre pas chez les plantes croissant à une lumière plus faible ; un même pied ne produit jamais qu'une seule tige en 1,2,3, il en produit souvent deux en 4, en 5 ce nombre peut aller jusqu'à six pour certains individus.

La longueur des racines atteint son maximum en 4, mais ces organes sont plus robustes et plus ramifiés sous l'éclairement le plus intense, en 5.

Floraison. — Les plantes arrivent au stade de la floraison au même moment sous les deux éclairements les plus intenses, en 4 et 5. En 3, un retard de plusieurs jours a été constaté ; en 2, la floraison, n'a jamais eu lieu ; enfin, en 1, le Blé a cessé de se développer avant l'époque à laquelle les plantes commençaient à fleurir en 4 et en 5.

Au moment où la floraison a lieu en 4 et 5, le Blé présente son maximum de hauteur à l'éclairement 4 (planche VII, stade III) ; c'est aussi à cette intensité lumineuse que sa racine atteint sa plus grande longueur et que la largeur de ses feuilles est à son maximum ; la longueur des feuilles est d'autant plus grande que les individus qui les portent se sont développés à un éclairement moins intense (maximum en 2).

La racine, plus longue en 4, est beaucoup plus rameuse en 5. Les tiges développées en 4 et 5 sont les seules qui restent complètement verticales, celles des plantes cultivées en 2 sont beaucoup plus couchées qu'au stade précédent ; en 3, la base de la tige est déjà très visiblement inclinée vers le sol.

Chez toutes les plantes qui ont fleuri, l'épi s'est développé après le cinquième entre-nœud.

En opérant des mensurations sur les entre-nœuds des plantes

développées en 3, 4 et 5, on voit que, pour le premier entre-nœud, la longueur maxima se trouve en 3, puis tous les entre-nœuds qui se développent ensuite présentent leur longueur maxima en 4. A cet éclairement tous les entre-nœuds, sauf le premier, sont donc plus longs que les entre-nœuds qui leur correspondent dans les plantes cultivées en 3 et en 5. En 3, au début du développement, les entre-nœuds s'allongent plus qu'en 5, mais le contraire se produit à la fin de la période végétative et il en résulte une plus grande longueur de la tige en 5 qu'en 3 à la fin du développement. La mensuration des entre-nœuds a donné les résultats suivants :

Plantes cultivées en	2 : 1er entre-nœud	: 4cm,5 ;	2e : 7cm,5 ;	3e : 8cm,5 ;	4e : 14cm,5 ;	5e : 0cm,01
	3 : 1er —	: 8cm ;	2e : 9cm,5 ;	3e : 16cm ;	4e : 19cm,5 ;	5e : 40cm,5
	4 : 1er —	: 7cm ;	2e : 12cm,5 ;	3e : 16cm ;	4e : 25cm ;	5e : 56cm
	5 : 1er —	: 4cm,5 ;	2e : 10cm ;	3e : 14cm ;	4e : 22cm ;	5e : 48cm,5

Stade de la maturation des fruits. — Les fruits sont mûrs à la même époque chez les plantes développées aux intensités lumineuses 4 et 5. Quant aux individus cultivés en 3, le retard constaté déjà dans leur développement, à l'époque de la floraison, s'est accentué encore ; leurs fruits n'atteignent leur maturité complète que plusieurs semaines après ceux des plantes cultivées en 4 et 5. La grosseur des épis est à peu près la même en 4 et 5, elle est beaucoup plus faible en 3.

A cette époque, les optima lumineux pour la hauteur des plantes, la longueur des racines et celle des feuilles, ainsi que pour la largeur des limbes, sont les mêmes qu'au stade précédent (planche VII, stade IV).

A la fin de la période végétative, lorsque les plantes se sont desséchées et que les fruits sont tombés, les optima lumineux sont encore les mêmes.

En résumé, la germination du Blé ne paraît pas être influencée par l'action de la lumière. A l'obscurité, le développement des plantes cesse dès que la première feuille s'est formée. En 1, le Blé meurt après avoir constitué sa cinquième feuille.

En 2, les plantes ne constituent pas d'organes reproducteurs.

Enfin en 3, 4 et 5, le développement est normal jusqu'à la fin de la période végétative.

L'optimum lumineux pour la longueur des tiges aussi bien que pour la longueur de la racine, est représenté par un éclairement très faible au début du développement ; cet optimum se déplace dans la suite et correspond à une lumière faiblement atténuée, à la fin de la période végétative. La largeur des feuilles est à son maximum à l'éclairement 4 pendant toute la durée de la vie de la plante ; l'optimum lumineux pour leur développement en longueur se déplace, au cours du développement du Blé, de l'obscurité vers l'intensité lumineuse 2. La floraison se produit en même temps sous les deux éclairements les plus intenses (4 et 5), elle subit un retard chez les plantes cultivées à une lumière plus faible ; il en est de même pour la maturation des fruits. D'après les indications fournies par les déterminations du poids frais et du poids sec, nous savons que les épis se développent beaucoup mieux à l'intensité lumineuse la plus grande, c'est-à-dire à la lumière solaire directe.

Il résulte de cette étude du développement du Blé sous des intensités lumineuses différentes, que l'éclairement optimum pour le développement général se déplace au cours de la végétation ; il correspond à une lumière peu intense au début de la période végétative et se trouve représenté par l'éclairement 4, c'est-à-dire par la lumière solaire très faiblement atténuée, lorsque les plantes sont arrivées au stade de la floraison. On peut voir, en effet, d'après le tableau représentant les courbes de variation des optima (figure 34), que pour la plupart des phénomènes considérés, c'est l'intensité lumineuse 4 qui est la plus favorable chez les plantes adultes.

Ces résultats montrent, d'autre part, que si l'on veut obtenir le développement maximum de l'appareil végétatif du Blé, l'éclairement le plus favorable est celui de la lumière solaire légèrement atténuée, tandis que la lumière solaire totale est nécessaire pour obtenir la plus grande récolte en épis.

2° *Mercurialis annua*.

Germination. — Des graines de Mercuriale ont été semées en même temps sous les différents éclairements. Quatre jours après le semis, la plupart des graines placées à l'obscurité ont

fait éclater leur tégument, tandis que celles qui se trouvent à la lumière solaire directe ne présentent aucune modification.

Le sixième jour, quelques graines commencent à germer en 1,2,3,4,5, tandis que celles qui se trouvent à l'obscurité ont déjà leur radicule dégagée et longue de 1 à 2 millimètres.

Le seizième jour, les graines se trouvant à l'obscurité ont un axe hypocotylé très long; certaines plantules atteignent une longueur de 12 centimètres et la plupart ont de 5 à 7 centimètres de long. Les cotylédons sont très petits, colorés en jaune, absolument dépourvus de toute trace de chlorophylle ; la racine de chaque plante est très peu développée. Les individus cultivés en 1, 2, 3, 4 et 5 ont un axe hypocotylé et une racine d'autant plus courts que l'éclairement auquel ils se sont développés est plus intense. L'axe hypocotylé et les cotylédons présentent une coloration verte à peu près semblable sous tous les éclairements. Les cotylédons sont complètement étalés, leurs dimensions et leur forme sont à peu près les mêmes chez toutes les plantules, quelle que soit l'intensité lumineuse à laquelle elles se sont développées.

Il résulte de ces observations que la lumière retarde la germination des graines de *Mercurialis annua ;* les graines placées à l'obscurité germent plus rapidement que celles qui sont exposées à la lumière, même faible.

La hauteur maxima des plantules s'obtient aussi à l'obscurité.

Il existe un optimum lumineux pour l'allongement des racines ; cet optimum est représenté par l'éclairement 1 ; à l'obscurité, les racines sont beaucoup plus courtes, et aux intensités lumineuses supérieures à celle de l'éclairement 1, les racines sont d'autant plus courtes que ces intensités sont plus fortes. Enfin, la coloration verte est sensiblement la même aux éclairements 1, 2, 3, 4 et 5 ; à l'obscurité, le verdissement est nul.

Développement de l'appareil végétatif. — Les plantules cultivées à l'obscurité cessent de se développer et meurent après que leurs cotylédons sont complètement formés, tandis que celles qui sont soumises aux intensités lumineuses 1, 2, 3, 4 et 5, continuent à croître.

En 1, le développement de la Mercuriale se ralentit bientôt ;

l'axe hypocotylé, qui était plus long à cet éclairement que partout ailleurs, cesse de s'allonger, et, après quelques jours, ce sont les plantes cultivées en 2 qui présentent le maximum de hauteur. Le premier entre-nœud est aussi plus long en 2 qu'en 1 ; en 3, 4 et 5, la longueur du premier entre-nœud est d'autant plus petite que l'éclairement est plus intense.

Lorsque les jeunes Mercuriales ont formé leur quatrième nœud, elles atteignent leur maximum de hauteur à l'éclairement 2 (fig. 12). Les plantes arrivent à ce dernier stade en même temps sous les éclairements 2, 3, 4, et 5; mais, en 1, on constate un retard considérable dans le développement. Ce n'est qu'un mois et demi après que les individus cultivés sous les autres éclairements ont atteint ce stade que ceux de l'éclairement 1 y parviennent. J'ai réuni dans le tableau ci-dessous les résultats obtenus dans les mensurations effectuées sur les pieds mâles et femelles de Mercuriales récoltés à différents stades sous les cinq éclairements.



Fig. 12. — *Mercurialis annua*. — Plantes récoltées aux éclairements 1, 2, 3, 4, 5, au moment où la 8e feuille est complètement développée (Stade 1). Dans cette figure et dans toutes celles qui suivent à l'exception de la figure 16, le chiffre placé à côté de chaque plante indique l'éclairement auquel la plante s'est développée.

On voit que lorsque les plantes ont huit feuilles développées l'optimum, lumineux, pour la hauteur des tiges aussi bien que pour la longueur des racines, correspond à l'éclairement 2.

La longueur et la largeur des feuilles atteignent leur maximum à une lumière un peu plus intense, en 3.

Déjà, à ce stade, le port des plantes est un peu différent aux divers éclairements. Les individus cultivés en 1 ont leur base légèrement inclinée ; en 2, l'inclinaison est moins prononcée en 3, la tige est presque verticale, elle l'est complètement en 4 et en 5. La forme des feuilles est aussi un peu différente suivant l'éclairement. Chez les plantes cultivées à une forte intensité lumineuse, les feuilles sont moins longues et les dents du limbe sont beaucoup plus aiguës que chez les plantes développées sous un faible éclairement.

La floraison a lieu en même temps aux intensités lumineuses

MERCURIALIS ANNUA	PLANTES A 8 FEUILLES — Éclairements					INDICATION DU SEXE	PLANTES EN FLEURS — Éclairements					PLANTES EN FRUITS — Éclairements					FIN DE LA VÉGÉTATION — Éclairements			
	1	2	3	4	5		1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	2	3	4	5
Hauteur des tiges........	10cm	**14,2**	12	8,5	4,5	Mâle.....	17,6	28	**30**	23	19	19	75	77	**80**	72	71	78	**81**	72
— —						Femelle..	16,5	**27**	**27**	19	20	19	77	76	**82**	70	76	76	**92**	69
Longueur des racines....	5,5	**15,2**	15	**15**	13	Mâle.....	11,2	22	27	27	**30**	12	23	28	28	**31**	23	33	33	**34**
— —						Femelle..	15,6	27	29	29	**32**	16	28	30	31	**32**	29	31	35	**44**
Largeur des plantes......	8,1	8,5	**9,6**	7,4	4,6	Mâle.....	12,8	13	10	10,7	**17**	13	19	24	36	**38**	25	26	30	**36**
— —						Femelle..	13	15,8	15,5	11,7	**18**	17	22	32	40	**45**	35	40	40	**46**
Longueur des feuilles....	4	4,3	**4,8**	4,3	2,5	Mâle.....	6,6	**7,3**	6,5	5,4	5,4	6,6	**7,4**	7	5,4	5,5	**7,4**	7	5,4	5,4
— —						Femelle..	**8,4**	**8,5**	6,4	6,4	4,5	**8,5**	**8,5**	6,5	6,4	5	**8,5**	6,5	6,4	5
Largeur des feuilles.....	2	2	**2,7**	2,5	1,4	Mâle.....	**3**	**3**	2,5	2,2	2,2	3	**4**	3,4	3,3	2,8	**4**	3,4	3,3	2,8
— —						Femelle..	**3,5**	**3,5**	2,5	2,4	1,7	**3,5**	**3,5**	3,4	3,4	2,6	**3,5**	3,4	3,4	2,6
Nombre des rameaux....	0	0	0	0	0	Mâle.....	0	8	10	10	**12**	0	9	13	**19**	**19**	16	16	**20**	**20**
— —						Femelle..	0	8	10	10	**12**	0	9	13	**19**	**19**	16	16	**20**	**20**

2, 3, 4 et 5 ; mais en 1, les Mercuriales éprouvent un retard de deux mois dans la formation de leurs organes reproducteurs. Lorsque les plantes sont au stade de la floraison, la hauteur des tiges atteint son maximum à l'éclairement 3 (fig. 13) ; il y a

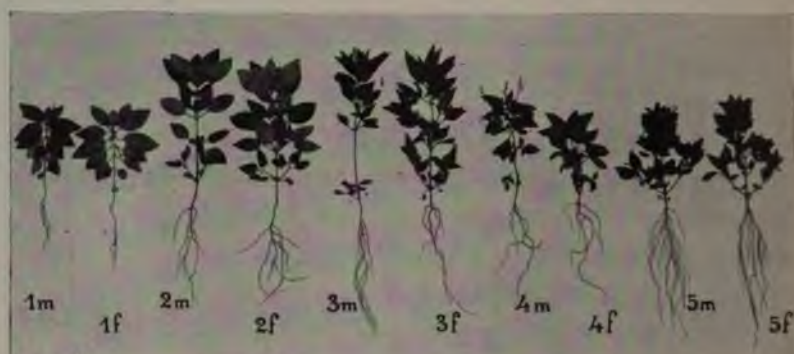


Fig. 13. — *Mercurialis annua*. — Plantes récoltées aux éclairements 1, 2, 3, 4, 5, au moment de la floraison (Stade 2). La lettre *m* désigne les individus mâles et la lettre *f* désigne les individus femelles.

donc eu déplacement de l'optimum lumineux de 2 vers 3 pour la grandeur des plantes, depuis le stade précédent. Les tiges sont d'autant plus épaisses que les plantes auxquelles elles appartiennent se sont développées à un éclairement plus intense. Les racines atteignent leur plus grande longueur à l'éclairement le plus fort ; elles sont aussi plus rameuses et plus épaisses à cette intensité lumineuse.

Pour la longueur de la racine des Mercuriales, il y a eu un déplacement de l'optimum lumineux plus sensible que pour la longueur de la partie aérienne ; l'éclairement le plus favorable ayant été en 2 au début du développement et se trouvant égal ou supérieur à celui de l'intensité lumineuse 5 au moment de la floraison.

Le nombre des rameaux secondaires insérés sur la tige principale est d'autant plus grand que les plantes se sont développées à un éclairement plus intense. En 5, les rameaux secondaires de la base sont très développés, et donnent à l'ensemble de la plante une forme conique très différente de celle des individus croissant à des lumières moins intenses.

La longueur des feuilles atteint son maximum en 2. Leur lar-

geur est d'autant plus grande que l'éclairement est moins intense; elle est à peu près la même chez les plantes développées aux deux lumières les plus atténuées, en 1 et en 2. Le déplacement de l'optimum lumineux s'est donc fait, pour ce qui concerne la grandeur des feuilles, en sens inverse de celui qui a été constaté pour le poids de substance sèche et de substance fraîche ainsi que pour la longueur des racines et des tiges.

Les longueurs des axes des inflorescences mâles et femelles croissent à partir des éclairements les plus intenses jusqu'à l'éclairement 2 où elles atteignent leur maximum; les axes d'inflorescence sont très courts en 1.

Au moment où les plantes fleurissent, les pieds mâles diffèrent peu des pieds femelles sous les divers éclairements; partout, la grandeur des pieds mâles est à peu près la même que celle des pieds femelles; ces derniers paraissent seulement un peu plus robustes et un peu plus touffus, surtout sous les éclairements les plus intenses; leurs rameaux secondaires, et particulièrement ceux de la base, sont plus épais et plus développés; les tiges principales présentent le même diamètre dans les deux sortes d'individus. Les feuilles des pieds femelles sont un peu plus larges que celles des pieds mâles.

La maturation des fruits a lieu à peu près en même temps sous les éclairements 2, 3, 4 et 5; elle est en retard de 2 mois chez les plantes cultivées à l'intensité lumineuse 1. Lorsque les plantes sont arrivées au stade de la maturité des fruits, elles présentent leur maximum de hauteur à l'éclairement 4 (fig. 14 et 15); la valeur de l'optimum lumineux s'est donc encore élevée depuis le stade de la floraison. Les tiges sont toujours d'autant plus épaisses qu'elles se sont développées à une lumière plus intense. Sous les éclairements forts, les plantes sont beaucoup plus touffues ainsi qu'on peut le constater par l'examen des figures 14 et 15; la ramification de la tige est plus abondante et les rameaux secondaires sont plus nombreux et plus développés.

La tige principale de la Mercuriale est à peu près verticale sous tous les éclairements; c'est l'unique exemple de plante ne se couchant pas sur le sol à l'intensité lumineuse la plus faible parmi celles qui ont été utilisées dans ces expériences. La base

de la tige est parfois légèrement inclinée, mais elle se redresse presque aussitôt et continue à se développer verticalement.



Fig. 14. — *Mercurialis annua.* — Plantes récoltées aux éclairements 2 et 3, au moment où les fruits sont mûrs (Stade 3).

Les rameaux secondaires ne s'insèrent pas de la même ma-



Fig. 15. — *Mercurialis annua.* — Plantes récoltées aux éclairements 4 et 5, au moment où les fruits sont mûrs (Stade 3, *suite*).

nière sur la tige principale, sous les différents éclairements;

l'angle formé par la tige principale et le premier rameau secondaire de la base est d'autant plus grand que l'éclairement est plus intense ; il atteint 90 degrés dans les individus développés à la lumière solaire directe ; d'autre part, il est toujours un peu plus grand chez les pieds femelles que chez les pieds mâles. La mensuration des entre-nœuds chez les pieds mâles de Mercuriale a donné les résultats suivants :

Éclairements	MERCURIALIS ANNUA (*entre-nœuds*).																		
	Nos 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
	cm																		
1	5,5	3,5	3,5	2,5	1,6	1	0,9	0,4											
2	8	10	9,5	9	8,5	8	8	4	4	4	2,5	0,5							
3	5	8	7	9	8,5	8	8	8	6,5	4	3,5	1	0,5						
4	3	7	6	7	8,5	9	8,5	7,5	5	4	4	3	3	2	2	1,5	0,5	0,3	0,3
5	2	3	4,3	6	7	8	8,5	7,5	5	4	4	3	3	2,5	2	1,5	0,5	0,3	0,3

On voit qu'au moment où les plantes fleurissent, elles n'ont pas formé le même nombre d'entre-nœuds sous les différents éclairements ; il est donc difficile de comparer les plantes se développant à diverses intensités lumineuses, et de déterminer le moment où chacune d'elles est arrivée à un stade donné de sa végétation.

Les stades qui correspondent au début de la floraison, à la formation des fruits, à la fin de la maturation des fruits, à la mort des plantes, peuvent être déterminés facilement pour chaque individu. Les végétaux récoltés sous les différents éclairements peuvent donc être comparés entre eux au moment où ils sont arrivés à ces stades précis, mais la comparaison est beaucoup plus difficile lorsqu'on s'adresse à des plantes jeunes qui n'ont pas encore atteint leur floraison. Pendant la première partie du développement, j'ai récolté les différents exemplaires d'une même espèce, développés sous les divers éclairements, au moment où chacun d'eux présentait un nombre déterminé de nœuds, et par conséquent de feuilles insérées sur la

tige principale, en précisant ce stade par les dimensions de la dernière feuille développée. Les plantes de la même espèce, cultivées aux différentes intensités lumineuses, ne présentant pas le même nombre de nœuds à l'époque de la floraison, il s'ensuit qu'il n'est pas possible de comparer entre elles de jeunes plantes ayant formé le même nombre de nœuds sous les différents éclairements. Toutefois, lorsque les plantes sont encore très jeunes, elles forment leurs premiers nœuds en même temps aux diverses intensités lumineuses; le retard ne commence à se faire sentir chez les plantes peu éclairées que lorsque quelques nœuds sont déjà formés; il s'accentue ensuite jusqu'à la fin du développement. La comparaison des plantes récoltées au moment où leur tige présentait un nombre déterminé de nœuds était donc possible au début de la période végétative; elle devenait très difficile chez des individus dont le développement était plus avancé.

La difficulté dont je viens de parler n'existait pas pour le Blé, par exemple, dont la tige présente le même nombre de nœuds sous les différents éclairements au moment où se forment les épis; elle était très grande au contraire pour la Mercuriale, dont les fleurs apparaissent lorsque les tiges présentent respectivement 8, 12, 13, 19, et 19 nœuds chez les plantes cultivées aux éclairements 1, 2, 3, 4 et 5.

La longueur des premiers entre-nœuds atteint son maximum en 2. Les entre-nœuds qui se forment ensuite sous cet éclairement sont beaucoup plus courts que ceux qui se développent en même temps à l'éclairement 3. Enfin, les derniers entre-nœuds atteignent leur maximum de longueur en 4 et 5. On voit donc que, pendant les premières phases de leur développement, les plantes cultivées à des lumières faibles s'allongent plus vite que celles qui sont plus éclairées. Peu à peu, à mesure que les plantes vieillissent, l'allongement devient de plus en plus faible sous chacun des éclairements, et ce ralentissement dans l'allongement est beaucoup plus intense chez les plantes exposées à des lumières faibles que chez celles qui sont très éclairées.

La longueur et la largeur des feuilles atteignent leur maximum, à l'époque de la maturation des fruits comme au stade précédent de la floraison, à l'intensité lumineuse 2. C'est à

l'éclairement le plus intense que les racines présentent leur plus grande longueur ; elles sont en même temps beaucoup plus divisées, plus robustes, et plus touffues qu'aux diverses lumières atténuées.

Les différences entre les pieds mâles et les pieds femelles augmentent à mesure que les plantes vieillissent et sont toujours d'autant plus marquées que les individus se sont développés à une lumière plus intense. Comme au stade précédent, les pieds femelles sont plus rameux que les pieds mâles ; leur tige principale et leurs rameaux secondaires sont beaucoup plus épais ; leur appareil radiculaire est plus développé.

La hauteur des tiges est à peu près la même dans les plantes des deux sexes.

Au moment où les fruits tombent et où les plantes se dessèchent, on constate, entre les divers lots de Mercuriales, des différences à peu près semblables à celles qui ont été observées au stade précédent de la maturation des fruits. Les optima lumineux, pour la hauteur des tiges, la longueur des racines, la grandeur des feuilles, sont restés les mêmes.

Influence de l'intensité lumineuse sur le déterminisme du sexe. — La Mercuriale a souvent été prise comme sujet d'expérience par les auteurs qui ont étudié l'influence des différentes conditions biologiques sur le déterminisme du sexe.

Molliard a montré qu'en portant la température de 12° à 18°, ce qui active probablement la fonction chlorophyllienne, la proportion des pieds femelles devient plus grande dans les cultures de Mercuriale. Giard a observé que lorsque les Mercuriales se développent dans un sol riche, les pieds mâles portent parfois des fleurs femelles.

J. Laurent (1) a constaté que les Mercuriales femelles ont un poids frais et un poids sec toujours supérieurs à ceux des pieds mâles. Dans une première récolte, faite le 28 juillet, il constate que le poids frais moyen d'un pied mâle, déterminé d'après le poids de 100 pieds, est 10g,6, tandis que celui d'un pied femelle, déterminé d'après le poids de 78 pieds, est 16g,2. Dans une

(1) J. Laurent. Une nouvelle hypothèse sur le déterminisme du sexe. *Association française pour l'avancement des sciences*, Lyon, pp. 613-618, 1906.

seconde récolte, faite le 16 août, il trouve comme poids frais moyen d'un pied mâle, 21^{gr},85, et pour le pied femelle, 41^{gr},32. Laurent s'appuie sur ces faits, et sur les nombreuses recherches effectuées à propos du déterminisme du sexe chez les végétaux, pour montrer qu'il existe une relation étroite entre le sexe des plantes et la pression osmotique des cellules qui les constituent.

Il m'a paru intéressant de rechercher si la lumière avait une influence quelconque sur le déterminisme du sexe. En modifiant l'intensité des phénomènes de synthèse chlorophyllienne, la lumière règle la proportion des substances organiques élaborées; elle joue aussi un rôle important dans les phénomènes de migration de ces substances, et influe donc, pour ces raisons, sur la pression osmotique du suc cellulaire des végétaux. Il paraissait donc possible que l'intensité lumineuse pût jouer un rôle dans le déterminisme du sexe.

L'étude de la production de la substance sèche et de la substance fraîche chez la Mercuriale cultivée aux différentes intensités lumineuses, m'a donné des résultats qui confirment entièrement ceux obtenus par Laurent. Nous avons vu en effet ci-dessus que les pieds femelles ont toujours un poids sec et un poids frais supérieurs à ceux des pieds mâles, quel que soit l'éclairement auquel ait eu lieu le développement; mes recherches ont montré de plus que la différence entre le poids des pieds femelles et celui des pieds mâles est d'autant plus grande que l'éclairement est plus intense; elle devient à peu près nulle lorsque le développement a lieu sous des intensités lumineuses très faibles.

L'étude du développement général de la Mercuriale, aux différents éclairements, a montré d'autre part que les pieds femelles ont toujours une tige plus épaisse, une ramification plus abondante, des rameaux secondaires plus développés que les pieds mâles. Ces observations confirment encore celles qui ont été faites par Laurent sur les différences morphologiques existant entre les Mercuriales mâles et femelles.

Pour rechercher si la lumière avait une influence sur le déterminisme du sexe chez la Mercuriale, j'ai semé un grand nombre de graines de cette plante sous les différents éclaire-

ments dont je disposais, et j'ai récolté, à la fin de la floraison, les individus développés sous chaque intensité lumineuse. Les pieds mâles et les pieds femelles ont été comptés séparément dans chaque lot, et leur poids respectif, à l'état frais, a été noté.

Les résultats ainsi obtenus sont résumés dans le tableau ci-dessous.

MERCURIALIS ANNUA	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
Nombre de pieds mâles....	35	60	103	231	231
Nombre de pieds femelles..	31	72	124	210	297
Proportion de pieds femelles pour 100 pieds mâles....	88	120	120	91	**128**
Poids moyen d'un pied mâle.	1,87	1,87	2,85	7,24	**9,97**
Poids moyen d'un pied femelle....	1,50	2,81	3,86	8,35	**13,69**

On voit tout d'abord que le nombre des plantes qui se sont développées est très différent sous les divers éclairements ; le nombre de graines semées n'avait pas été évalué exactement, mais il avait été à peu près le même dans les cinq lots. Or, le nombre des plantes développées est d'autant plus grand que la lumière qui les éclaire est plus intense ; par conséquent, si la germination a lieu plus rapidement sous les éclairements faibles ainsi que je l'ai indiqué précédemment, les résultats ci-dessus montrent que le développement ultérieur des jeunes plantes est beaucoup plus facile aux éclairements intenses. Le nombre des plantules qui cessent de se développer et meurent au début de leur développement est d'autant plus grand que la lumière à laquelle elles sont soumises est moins intense.

Il n'est pas possible de conclure d'une manière certaine à une influence de l'intensité lumineuse sur le déterminisme du sexe, d'après les résultats consignés dans le tableau ci-dessus. La proportion de pieds femelles pour un même nombre de pieds mâles est plus grande sous l'éclairement le plus intense que sous l'intensité lumineuse la plus faible ; cette proportion passe en effet de 88 p. 100 pour l'éclairement 1, à 128 p. 100 pour

l'éclairement 5, mais elle n'augmente pas d'une manière régulière à mesure que l'intensité lumineuse croît; ainsi, à l'éclairement 4, elle est à peine supérieure (91 p. 100) à celle de l'éclairement 1 (88 p. 100). Il semble que l'intensité de l'éclairement intervienne pour modifier le sexe de la Mercuriale, mais d'autres expériences sont nécessaires pour permettre de considérer ce fait comme parfaitement démontré.

En résumé, l'étude du développement de la Mercuriale sous des intensités lumineuses différentes, m'a conduit aux résultats suivants :

La germination de la Mercuriale s'opère plus rapidement à l'obscurité complète qu'à la lumière ; elle se produit à peu près en même temps sous les différentes lumières atténuées. Le développement de la Mercuriale cesse à l'obscurité dès que les cotylédons sont développés ; il se poursuit, sous les cinq intensités lumineuses, jusqu'au stade de la maturation des fruits, tandis qu'il cesse de très bonne heure, sous l'éclairement le plus faible, chez toutes les autres espèces étudiées. La longueur des tiges atteint son maximum, au début du développement, à l'obscurité ; plus tard, c'est à l'éclairement 2 que les tiges atteignent leur plus grande longueur; puis, l'optimum lumineux se déplace encore et se trouve successivement représenté par les éclairements 3 et 4.

L'optimum lumineux pour l'allongement de la racine se déplace de l'éclairement 2 vers l'intensité lumineuse 5.

L'optimum pour la grandeur des feuilles se déplace de 3 vers 2.

La floraison et la maturation des fruits ont lieu en même temps sous les quatre éclairements les plus intenses ; à la lumière la plus faible, elles se produisent avec un retard de deux mois.

Les plantes sont d'autant plus rameuses, et les tiges sont d'autant plus grosses que l'intensité lumineuse à laquelle elles se sont développées est plus forte.

Les individus femelles sont toujours plus robustes que les individus mâles, leur tige principale et leurs rameaux sont toujours plus gros.

Il semble que l'intensité de l'éclairement ait une influence sur le déterminisme du sexe de la Mercuriale, mais les résultats obtenus ne sont pas suffisamment nets pour permettre de tirer des conclusions certaines, et de nouvelles recherches sont nécessaires pour solutionner cette question d'une manière définitive.

3° *Raphanus sativus.*

Germination. — La germination a commencé à l'obscurité et sous l'éclairement 1, le lendemain du jour où les graines ont été semées ; les graines dont la radicule était sortie se trouvaient dans la proportion de $\frac{3}{10}$ à l'obscurité, et de $\frac{1}{10}$ à l'éclairement 1 ; sous toutes les autres intensités lumineuses, la germination n'était pas encore visible.

Le troisième jour, toutes les graines ont germé à l'obscurité et à l'éclairement 1 ; dans les autres lots, les graines ayant leur radicule développée sont dans la proportion de $\frac{5}{10}$ en 2, $\frac{3}{10}$ en 3, en 4 et en 5.

Le quatrième jour, toutes les graines ont germé sous tous les éclairements; partout les radicules sont sorties et les cotylédons ont commencé à s'étaler; l'étalement est d'autant moins avancé que l'éclairement est plus intense.

Le cinquième jour, les plantules ont atteint le même stade du développement en 1, 2, 3, 4 et 5, les cotylédons sont partout dépliés mais restent accolés l'un contre l'autre ; à l'obscurité les jeunes plantes sont en retard, leurs cotylédons sont encore pliés. Les racines sont d'autant plus longues qu'elles se sont développées à un éclairement plus faible. Il en est de même pour l'axe hypocotylé. La grandeur des cotylédons est la même sous les éclairements 1, 2, 3, 4 et 5 ; à l'obscurité, ces organes ne sont pas dépliés, il est donc impossible de déterminer leurs dimensions. Les racines rampent à la surface du substratum, à l'obscurité et sous l'éclairement 1 ; en 2, la racine reste horizontale sur une longueur beaucoup moins grande qu'aux éclairements précédents; en 3, 4 et 5, la radicule s'enfonce dans le sol aussitôt après sa sortie de la graine.

L'axe hypocotylé et les cotylédons ont une couleur verte identique sous les trois éclairements 2, 3 et 4 ; cette couleur est moins foncée en 1 et moins encore en 5 ; elle est nulle à l'obscurité où les plantules ont seulement une légère teinte jaune. On observe de plus que l'axe hypocotylé des jeunes Radis développés en 2, 3, 4 et 5, est coloré en rouge par de l'anthocyane ; la coloration est très faible chez les plantules cultivées en 1, et nulle chez celles qui croissent à l'obscurité.

Le huitième jour, les cotylédons sont complètement étalés et séparés l'un de l'autre, chez toutes les plantules cultivées sous les éclairements 1, 2, 3, 4 et 5 ; à l'obscurité, les cotylédons ne sont pas encore dépliés. Comme au stade précédent, la racine des plantules est d'autant plus longue que ces plantules sont moins éclairées (planche VIII, stade I) ; la longueur augmente de l'éclairement 5 vers l'éclairement 1, mais elle est un peu moindre à l'obscurité qu'en 1. L'axe hypocotylé est d'autant plus long que l'éclairement est moins intense. La largeur des cotylédons atteint son maximum en 1, elle est moindre en 2 et en 3, moindre encore en 4 et en 5. La longueur des pétioles cotylédonaires est à son maximum en 1, elle est moindre en 2, en 3, et à l'obscurité, moindre encore en 4 et atteint son minimum en 5. La coloration verte des cotylédons est la même en 1, 2, 3, 4 et 5 ; elle est nulle à l'obscurité.

Les résultats de cette étude de la germination du Radis sous les différents éclairements peuvent se résumer de la manière suivante.

La germination est retardée par la lumière ; les graines germent d'autant plus vite qu'elles sont moins éclairées. Le retard qui existe dans le début du développement des plantules cultivées aux intensités lumineuses fortes, est regagné dès les premiers jours de la germination, aussitôt que les cotylédons sont complètement développés. Pendant les premiers stades du développement, la racine et l'axe hypocotylé des plantules sont d'autant plus longs que l'éclairement est moindre. Lorsque les cotylédons sont complètement développés, c'est à l'intensité lumineuse 1, qu'ils atteignent leurs plus grandes dimensions ; leur coloration est à peu près la même sous tous les éclairements ; à l'obscurité, ils sont absolument dépourvus de chlorophylle.

Développement de l'appareil végétatif. — Les plantules cultivées à l'obscurité meurent avant que leurs cotylédons soient complètement développés. A l'éclairement 1, les jeunes plantes produisent deux feuilles étroites et allongées, puis deux petites feuilles très réduites ; elles cessent ensuite de croître, et meurent après avoir formé une quantité extrêmement faible de substance sèche.

Quand les Radis ont développé leurs deux premières feuilles, on observe que l'axe hypocotylé des exemplaires qui sont cultivés en 5 montre déjà une tendance à la tubérisation ; cette tendance est à peine sensible chez les individus cultivés en 4 ; elle n'existe pas chez ceux qui croissent aux éclairements plus faibles.

Les mensurations faites sur le Radis cultivé sous les différents éclairements ont donné, aux divers stades du développement, les résultats qui sont réunis dans le tableau ci-dessous.

Lorsque les Radis ont quatre feuilles développées, les tubercules sont d'égale grosseur en 3, 4 et 5, la tubérisation est à peu près nulle en 2 et en 1, ainsi que l'indique la planche VIII (stade II) ; les Radis atteignent ce stade (quatre feuilles développées) en même temps sous les éclairements 3, 4 et 5 ; ceux qui sont cultivés en 2 sont en retard de huit jours sur ceux des lots précédents. Enfin, les individus cultivés en 1 n'ont jamais atteint ce stade ; au moment où les Radis de 3, 4 et 5 y sont arrivés, ceux de 1 ont deux feuilles filiformes à la base desquelles on distingue deux autres feuilles beaucoup plus petites ; à cette lumière très faible, le développement du Radis ne dépasse pas ce stade, et les plantes meurent bientôt. La racine du Radis est d'autant plus rameuse que l'éclairement auquel a eu lieu le développement, est plus intense ; sa longueur atteint son maximum en 2. C'est aussi à l'éclairement 2 que les tiges présentent leur plus grande longueur. Les feuilles ont leur plus grande largeur en 3-4 et leur plus grande longueur en 2.

Floraison. — Les premiers boutons floraux apparaissent en même temps sous les quatre éclairements les plus intenses. A ce moment, il existe des différences sensibles entre les tubercules des différents lots de Radis (planche VIII, stade III) ; ces tubercules sont d'autant plus volumineux que les plantes aux-

de la tige est parfois légèrement inclinée, mais elle se redresse presque aussitôt et continue à se développer verticalement.



Fig. 14. — *Mercurialis annua*. — Plantes récoltées aux éclairements 2 et 3, au moment où les fruits sont mûrs (Stade 3).

Les rameaux secondaires ne s'insèrent pas de la même ma-



Fig. 15. — *Mercurialis annua*. — Plantes récoltées aux éclairements 4 et 5, au moment où les fruits sont mûrs (Stade 3, *suite*).

nière sur la tige principale, sous les différents éclairements;

quelles ils appartiennent se sont développées à un éclairement plus intense. L'optimum lumineux pour la longueur des tiges est en 3, les racines sont aussi longues sous tous les éclairements. Pour la longueur des feuilles et pour leur largeur, l'optimum d'éclairement s'est déplacé depuis le stade précédent et se trouve représenté par l'intensité lumineuse 4.

Lorsque les Radis sont en fleurs (planche VIII, stade IV), l'optimum d'éclairement pour la longueur de la tige correspond à une intensité lumineuse plus élevée que celle qui était la plus favorable au stade précédent; cet optimum est représenté par l'éclairement 4. Pour la longueur des racines, l'optimum d'éclairement est en 5. Toutes les plantes n'ont pas été en pleine floraison en même temps sous tous les éclairements. A l'éclairement 4, les Radis eurent une avance de six jours sur ceux de l'éclairement 5, et de deux jours sur ceux de l'éclairement 3. Quant aux individus cultivés en 2, ils eurent un retard de dix jours sur ceux de l'éclairement 4. Pour la grandeur des feuilles, l'intensité lumineuse optima est restée en 4.

Les Radis sont d'autant plus rameux qu'ils se développent à une lumière plus forte; le nombre des rameaux secondaires est à son maximum en 4-5. La mensuration des divers entre-nœuds, au moment de la floraison, chez des individus moyens cultivés aux quatre éclairements les plus intenses, a donné les résultats ci-dessous :

	RAPHANUS SATIVUS — entre-nœuds													
[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]

On voit qu'au moment de la floraison, tous les Radis ont le même nombre d'entre-nœuds, quel que soit l'éclairement auquel ils se sont développés. La plupart des entre-nœuds sont plus

courts à la lumière solaire directe. Les deux premiers sont d'autant plus longs que l'éclairement est moins intense, et pour les entre-nœuds suivants la longueur diminue brusquement en 2, tandis qu'elle augmente sous les autres éclairements ; elle augmente d'ailleurs ensuite sous l'intensité lumineuse 2. Enfin, à tous les éclairements, la longueur des derniers entre-nœuds diminue à peu près de la même manière dans tous les lots.

Fructification. — Les fruits développés sur le Radis furent



Fig. 16 — *Raphanus sativus*. — Plantes récoltées au moment où les fruits sont mûr (stade V). Dans cette figure, le chiffre 5 désigne l'individu récolté à l'éclairement le chiffre 4 désigne l'individu récolté à l'éclairement 3 ; le chiffre 3 désigne l'indivi récolté à l'éclairement 4 ; le chiffre 2 désigne l'individu récolté à l'éclairement 5.

d'autant plus nombreux que les plantes étaient soumises à u éclairement plus intense. Pour chaque éclairement, ces frui ont été comptés sur vingt plantes ; leur nombre a été moyenne, pour chaque plante, de :

2	à l'éclairement	2,	chaque fruit	renfermant	5	graines.
12	—	3,	—	—	5	—
46	—	4,	—	—	6	—
144	—	5,	—	—	7	—

La formation des fruits a été plus rapide aux éclairements 3 et 4 qu'à la lumière solaire directe, la floraison ayant eu lieu plus tôt sous ces éclairements ; mais les fruits ont mûri beaucoup plus vite sous l'intensité lumineuse la plus forte, ils ont atteint leur maturité complète d'abord chez les individus cultivés en 5 ; quatre à cinq jours plus tard chez ceux de l'éclairement 4 ; plus tard encore à l'intensité lumineuse 3 ; enfin, les Radis développés en 2 ont eu à ce point de vue un retard d'un mois sur ceux qui étaient soumis aux rayons solaires non atténués. Le Radis fournit un exemple très net de la variation du rapport existant, suivant l'éclairement, entre la production des organes reproducteurs et celle des organes végétatifs. Aux éclairements intenses, les organes reproducteurs sont formés en grande quantité et, pendant la maturation des fruits, l'appareil végétatif s'accroît très faiblement. Au contraire, aux éclairements faibles, les organes reproducteurs sont produits en très petit nombre, et les fruits mûrissent très lentement ; pendant la maturation, on observe, surtout aux éclairements très faibles (en 2) la formation d'un grand nombre de jeunes pousses, portant des feuilles.

A la fin de la période végétative, l'optimum lumineux pour la grandeur des feuilles est en 4, comme au stade de la floraison.

Quant à l'éclairement le plus favorable pour la longueur de la tige et pour celle de la racine, il est différent de ceux des stades précédents et se trouve représenté, à ce moment, par la lumière solaire non atténuée (fig. 16).

En résumé, la lumière retarde la germination des graines de Radis ; le retard est d'autant plus grand que l'éclairement est plus intense. Dès que les plantules ont développé leurs cotylédons, la rapidité de croissance se ralentit sous les éclairements faibles, et on constate bientôt que les jeunes plantes cultivées sous les différents éclairements, atteignent en même temps un certain stade de leur développement. A ce moment, quoique les plantules de tous les lots soient également développées, on observe des différences notables dans leurs formes ; les racines sont d'autant plus longues que l'éclairement est plus

faible. Il en est de même pour les tigelles; la grandeur des cotylédons atteint son maximum à l'intensité lumineuse 1. Les Radis cessent de se développer à l'obscurité avant que leurs cotylédons soient complètement étalés; à l'éclairement 1, ils meurent après avoir produit quatre feuilles très petites et mal constituées; à l'intensité lumineuse 2, comme aux éclairements 3, 4 et 5, leur développement se poursuit jusqu'au stade correspondant à la maturité des fruits. Les optima lumineux pour la longueur des tiges et pour celle des racines, pour la longueur et la largeur des feuilles, se déplacent, au cours du développement, en allant des éclairements faibles vers les éclairements forts. Lorsque les Radis ont atteint le terme de leur développement, l'optimum lumineux pour la hauteur des plantes et pour la longueur de leur racine coïncide avec celui qui correspond au poids sec; tous sont représentés par la lumière solaire directe. La grandeur des feuilles et le poids frais des plantes atteignent leur maximum à la lumière solaire légèrement atténuée, en 4.

La floraison et la formation des fruits ont lieu plus tôt à l'éclairement 4 qu'à la lumière solaire directe; les intensités lumineuses fortes retardent donc ces deux phénomènes. Mais la maturation des fruits est au contraire plus rapide à l'éclairement le plus intense.

La tubérisation de l'axe hypocotylé commence d'autant plus tôt que les plantes sont soumises à un éclairement plus intense. Pendant toute la durée du développement, le tubercule est très gros chez les Radis cultivés à la lumière solaire directe; il est moins volumineux chez ceux de l'éclairement 4; il est plus petit encore en 3; la tubérisation est à peine sensible en 2; elle est nulle en 1 et à l'obscurité.

Le nombre des rameaux secondaires insérés sur la tige principale est d'autant plus grand que les plantes sont plus éclairées.

Le nombre des fruits développés sur chaque plante et le nombre des graines contenues dans chaque fruit sont aussi d'autant plus grands que les plantes se sont développées à une intensité lumineuse plus forte. Sous les éclairements faibles, le nombre des fruits portés par chaque plante est très réduit, mais

le faible développement de l'appareil reproducteur est compensé par la production active de jeunes organes végétatifs.

4° *Pisum sativum*.

L'influence de l'intensité lumineuse sur le développement est très analogue chez le Pois et chez le Radis. La germination du Pois est retardée par la lumière ; l'allongement de la radicule et celui de la tigelle sont d'autant plus rapides que la lumière à laquelle se produit la germination est moins intense. Dans la suite du développement, lorsque les plantes ont épuisé la plus grande partie de leurs réserves et qu'elles assimilent le carbone de l'air, la rapidité de croissance est au contraire plus grande aux éclairements forts qu'aux éclairements faibles ; il existe donc un stade du développement qui est atteint en même temps par les plantules de Pois cultivées aux divers éclairements. A ce moment, quoique tous les individus soient également développés, ils présentent des différences dans leur forme. On voit, en effet (planche IX, stade I), que les tiges atteignent leur longueur maxima à l'obscurité; l'optimum lumineux pour la longueur des racines est représenté par l'éclairement 1 ; pour la longueur des limbes foliaires, il est représenté par l'éclairement 2. La largeur des limbes et la longueur totale des feuilles composées sont à peu près les mêmes aux éclairements 2, 3 et 4, elles sont moindres en 1 et à l'obscurité.

La coloration verte des feuilles est plus foncée sous les éclairements faibles que sous les éclairements forts; la différence de teinte est très marquée entre les feuilles des plantes cultivées en 1 et celles des plantes qui croissent en 5.

Le développement du Pois cesse, à l'obscurité, après que la troisième feuille a commencé à se développer. A l'éclairement 1, les plantes vivent pendant beaucoup plus longtemps; elles croissent lentement, ne produisent pas de fleurs et ne meurent que lorsque les individus cultivés aux éclairements plus intenses sont en pleine floraison. En 2, comme en 3, 4 et 5, les Pois vivent jusqu'à la phase de maturité des fruits.

Les résultats obtenus dans les mensurations opérées sur le Pois, aux divers stades de son développement, sous les cinq éclairements, sont réunis dans le tableau ci-dessous.

PISUM SATIVUM	2 FEUILLES DÉVELOPPÉES — Éclairements						6 FEUILLES DÉVELOPPÉES — Éclairements						FLORAISON — Éclairements					FRUITS MURS — Éclairements			
	0	1	2	3	4	5	0	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	2	3	4	5
Longueur des tiges	**10^{cm}**	5,3	5,2	5,2	4,7	4,7	15,7	15,7	**18,4**	15,5	11,4	10,6	47	**124**	100	84	70	115	**144**	135	76
Longueur des racines	11	**20**	19,2	16,2	14,1	12,6	11,6	20,4	28	29	**32**	30,4	21	28	29	32	**38**	28	30	32	**38**
Longueur des feuilles composées (depuis la base de la gaine jusqu'à l'extrémité de la vrille)	»	2,1	**2,2**	**2,2**	**2,2**	1,9	»	4	**5,5**	**5,5**	4,2	4,2	4,2	20	25	**30**	20	20	25	**30**	20
Longueur des limbes	0,5	1	**1,8**	1,3	1,5	1,4	0,5	2,2	**3**	2,7	2,5	2,4	2,2	**6**	**6**	5	4,4	**6**	**6**	5	4,4
Largeur des limbes	0,3	0,7	**1,2**	**1,2**	**1,2**	**1,2**	0,3	1,8	**2,8**	2,2	2,2	2	1,2	3,5	**4**	3,7	2,1	3,5	**4**	3,7	3,7

Les optima lumineux se déplacent au cours du développement, de 0 à 3 pour la longueur des tiges (planche IX et fig. 17), de 1 à 5 pour celle des racines, et 2 à 3 pour la grandeur des limbes foliaires. A la fin de la période végétative (fig. 17), l'optimum lumineux pour la longueur des tiges et pour la grandeur des limbes est donc représenté par la lumière



Fig. 17. — *Pisum sativum.* — Plantes récoltées aux éclairements 2, 3, 4, 5, au moment où les fruits sont mûrs (Stade 4).

solaire fortement atténuée, tandis que l'éclairement le plus favorable, pour la longueur des racines de même que pour la production de substance fraîche et de substance sèche, correspond à la lumière solaire directe.

Les tiges des Pois sont ramifiées à leur base lorsque le développement a lieu sous les éclairements intenses ; elles sont au contraire généralement simples chez les individus cultivés à une lumière très atténuée. Ces tiges sont dressées jusqu'à la fin de la période végétative lorsque les plantes croissent à la lumière solaire directe, cette variété de Pois étant naine. Sous tous les autres éclairements, les tiges rampent sur le sol ; leur inclinaison est d'autant plus grande et se produit d'autant plus tôt que l'éclairement est plus faible.

La racine est plus ramifiée, les feuilles sont plus épaisses, les tubercules développés sur les racines sont plus volumineux et plus nombreux sous les éclairements intenses qu'aux lumières faibles.

Comme pour le Radis, la floraison du Pois se produit plus tôt en 4 qu'en 5. Les plantes développées en 3 et en 5 fleurissent en même temps et éprouvent un retard de trois jours sur celles de 4; en 2 la floraison se produit onze jours après qu'elle a commencé en 4. Le nombre des fleurs est d'autant plus grand que les plantes sont plus éclairées. Celles qui se développent sur les individus cultivés en 2 sont toutes cléistogames.

Comme la floraison, la formation des fruits a lieu plus tôt en 4 qu'en 5 et en 3; elle est très tardive en 2. Quant à la maturation des fruits, elle est plus rapide à l'éclairement le plus intense; les fruits atteignent leur maturité beaucoup plus tôt en 5 qu'en 4, en 4 qu'en 3 et en 3 qu'en 2.

C'est aussi à l'éclairement le plus intense que les fruits portés par chaque pied sont le plus nombreux; le nombre moyen de fruits produits par une plante est de 1 à l'éclairement 2, 7 à l'éclairement 3, 10 à l'éclairement 4, 11 à l'éclairement 5.

Le nombre des graines contenues dans chaque fruit est également plus grand chez les plantes très éclairées que chez celles qui vivent à la lumière atténuée.

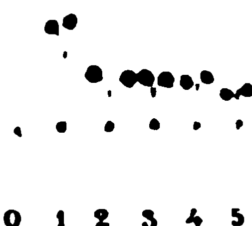
On voit donc que, chez le Pois comme chez le Radis, l'optimum lumineux pour la floraison et pour la formation des fruits est représenté par l'éclairement 4, tandis que l'intensité lumineuse la plus favorable pour le nombre des fleurs, le nombre et la maturation des fruits, ainsi que pour la quantité de graines contenues dans chaque fruit, est celle de la lumière solaire directe.

5° *Tropæolum majus.*

Le développement de la Capucine s'arrête, à l'obscurité, lorsque les plantes ont formé leurs deux premières feuilles, lesquelles restent d'ailleurs très réduites. A l'éclairement 1, les plantes ne produisent jamais de fleurs, mais elles vivent encore lorsque les individus cultivés à des éclairements plus intenses ont

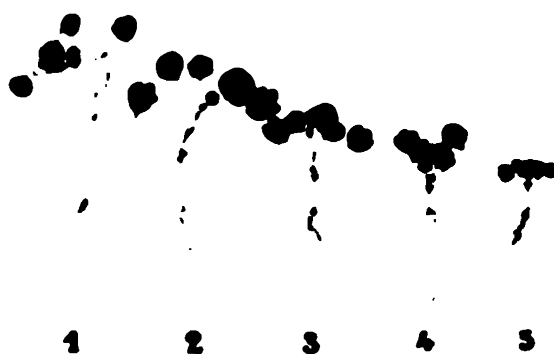
atteint la période correspondant à la maturité des fruits. En 2, comme en 3, 4 et 5, les Capucines fleurissent et fructifient.

Le tableau ci-dessous renferme les résultats obtenus dans les mensurations opérées sur des échantillons moyens récoltés, à différents stades du développement, sous les divers éclairements.



[illegible]

Les optima lumineux se déplacent, au cours du développement de la Capucine, de 0 à 2 pour la longueur des tiges (fig. 18, 19, 20, 21, 22 et 23), de 3 à 4 pour la longueur des racines, de 3 à 2 pour le diamètre des feuilles et de 1 à 4 pour la longueur des pétioles. A la fin du développement (fig. 22 et 23), c'est à l'éclairement 2 que la longueur de la tige et le diamètre des feuilles atteignent leur maximum. La racine ainsi que les pétioles sont plus longs, et le poids frais est plus considérable à l'éclairement 4; enfin le poids sec maximum se trouve chez les plantes cultivées aux éclairements 4 et 5.



[illegible]

La floraison se produit plus tôt en 4 qu'en 5 : les plantes cultivées sous ce dernier éclairement fleurissent deux jours après celles qui se développent en 4. Les individus qui croissent en 3 fleurissent deux jours après ceux qui sont soumis à l'éclai-

TROPÆOLUM MAJUS	2 FEUILLES DÉVELOPPÉES Éclairements 0	1	2	3	4	5	6 FEUILLES DÉVELOPPÉES Éclairements 1	2	3	4	5
Longueur des tiges.....	**13cm,8**	11,25		4,8	4,8	4,5	**33**	17	12,5	6	**6**
Longueur des racines..	4,2	8	8	**11,5**	9	9	16	**21**	**21**	19,5	18
Diamètre des limbes foliaires...............	0,03	1,8	2	**2,3**	1,7	1,5	3,5	**5,2**	3,7	3,6	2,1
Longueur des pétioles..	»	**5**	4,2	2,5	1,9	1,5	**17**	14,3	8,2	8	3,6

TROPÆOLUM MAJUS	PLANTES EN FLEURS Éclairements 1	2	3	4	5	PLANTES EN FRUITS Éclairements 1	2	3	4	5
Longueur des tiges.....	49	**73**	**73**	40	21	49	**112**	75	41	25
Longueur des racines..	16	23	**25**	24	24	16	28	29	**38**	34
Diamètre des limbes foliaires...............	3,5	**6.6**	6,5	6.5	6	3,5	**6.6**	6,5	6,5	6
Longueur des pétioles..	17	17	17	**22**	16	17	17	19	**22**	16

rement 5. Le nombre des fleurs produites par chaque plante est

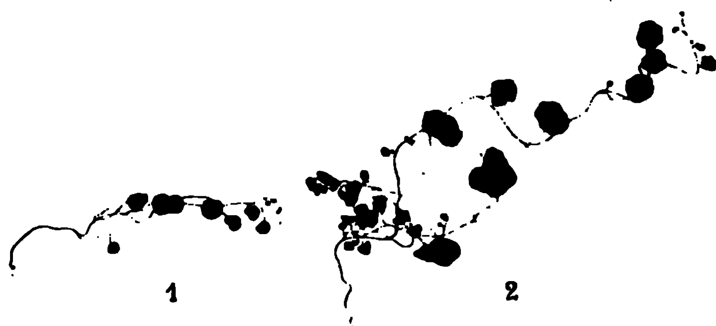


Fig. 20. — *Tropæolum majus.* — Plantes récoltées aux éclairements 1 et 2, au moment de la floraison (Stade 3).

d'autant plus grand que le développement a lieu à un éclai-

rement plus intense. Les fleurs ont été comptées sur un grand



Fig. 21. — *Tropæolum majus.* — Plantes récoltées aux éclairements 3, 4 et 5, au moment de la floraison (Stade 3, *suite*).

nombre d'individus cultivés aux différents éclairements ; la

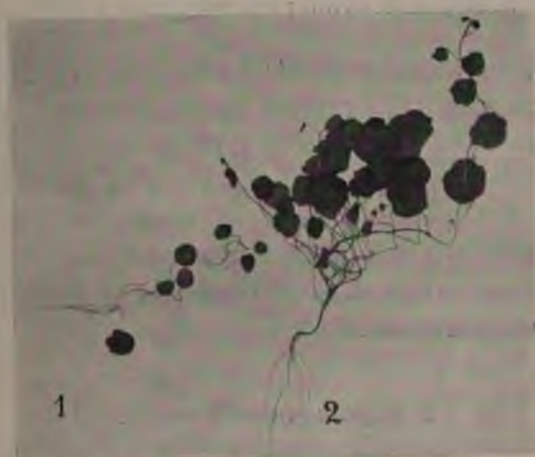


Fig. 22. — *Tropæolum majus.* — Plantes récoltées aux éclairements 1 et 2, au moment où les fruits sont mûrs (Stade 4).

moyenne du nombre des fleurs pour chaque plante est :

0	fleur	sur les Capucines	cultivées	en	1.
2	—	—	—		2.
5	—	—	—		3.
10	—	—	—		4.
15	—	—	—		5.

Les pédoncules des fleurs sont d'autant plus longs que les plantes qui les portent sont moins éclairées. La forme des fleurs est un peu différente dans les divers lots; l'éperon est plus allongé, et les pétales sont sensiblement plus longs et plus larges en 3 qu'en 4, et en 4 qu'en 5.

La tige de la Capucine commence à s'incliner vers le sol, en 1,



Fig. 23. — *Tropæolum majus.* — Plantes récoltées aux éclairements 3, 4 et 5, au moment où les fruits sont mûrs (Stade 4, *suite*).

dès le début du développement; les individus cultivés à l'éclairement 2 commencent à ramper un peu plus tard; en 3, la tige est un peu moins couchée qu'en 2, même à la fin de la période végétative; elle l'est à peine en 4, et ne l'est pas du tout en 5. Les graines de Capucine qui ont été employées dans ces expériences provenaient de plantes appartenant à une variété naine dont les tiges ne rampent pas lorsqu'elles se développent dans des conditions normales.

6° *Saponaria officinalis.*

A l'éclairement 1, les Saponaires cessent de se développer aussitôt après que leurs cotylédons sont étalés. En 2, les plantes ont atteint, à peu près en même temps qu'en 3, 4 et 5, le premier stade dont je me suis occupé (douze feuilles développées); puis leur croissance s'est ralentie à cet éclairement faible, et elles n'ont jamais atteint le stade 2 (vingt-deux feuilles développées) pendant la première année de culture. La plante qui porte

le n° 2 sur la figure 25 a été récoltée en 2 au moment où les Saponaires, cultivées aux éclairements 3, 4 et 5, étaient au stade 2 ; elle n'a jamais atteint ce stade et a été seulement rapprochée des individus cultivés aux éclairements plus intenses, pour permettre de comparer son aspect général à celui de ces derniers.

A l'éclairement 3, les Saponaires n'ont pas fleuri au cours de la première année de végétation ; en 4 et en 5, la floraison a eu lieu, elle s'est produite trois jours plus tôt en 4 qu'en 5.



Fig. 24. — *Saponaria officinalis.* — Plantes récoltées aux éclairements 2, 3, 4 et 5, au moment où elles ont douze feuilles développées (Stade 1).



Fig. 25. — *Saponaria officinalis.* — Plantes récoltées aux éclairements 2, 3, 4 et 5, au moment où vingt-deux feuilles sont développées sur la tige principale (Stade 2).

Les mensurations opérées sur les plantes récoltées sous les différents éclairements, aux divers stades du développement, ont donné les résultats réunis dans le tableau ci-dessous.

Pendant la première partie de son développement, la tige de la Saponaire atteint à peu près la même longueur sous tous les éclairements (fig. 24). Lorsque les plantes ont vingt-deux feuilles développées, leur tige est plus longue en 3 (fig. 25) ; dans la suite, l'optimum lumineux pour la longueur des tiges se déplace de 3 vers 4. Dès que les plantes sont pourvues de quelques feuilles, leur tige commence à se coucher dans les lots peu éclairés et, à la fin de la première année du développement,

les individus cultivés en 5 sont les seuls qui ne rampent pas sur le sol.

SAPONARIA OFFICINALIS	12 FEUILLES DÉVELOPPÉES Éclairements				22 FEUILLES DÉVELOPPÉES Éclairements				FLORAISON Éclairement	
	2	3	4	5	2	3	4	5	4	5
Hauteur des plantes.......	8^{cm}	8	8	8	33	**45**	43	35	**67**	50
Longueur des racines......	7	9,5	19	**27**	28	36	36	**44**	52	**55**
Longueur des feuilles......	2,5	**4**	**4**	**4**	8	**9**	7,7	7	**10,5**	5,5
Largeur des feuilles.......	1	**1,4**	**1,2**	**1,6**	3,2	3,2	3,2	3,2	**3,5**	3,2

Pendant cette première année de végétation, la racine de la Saponaire est toujours plus longue chez les individus cultivés à la lumière solaire directe. L'optimum lumineux pour la grandeur des feuilles subit, au cours du développement, un déplacement de 3 vers 4.



Fig. 26. — *Saponaria officinalis.* — Plantes récoltées aux éclairements 4 et 5, au moment de la floraison (Stade 3).

On voit donc que, pour la Saponaire, les optima lumineux sont représentés par des éclairements forts pendant la plus grande partie du développement (première année). Au début de la période végétative, la hauteur des plantes et la grandeur des feuilles atteignent bien leur maximum à l'éclairement 3, mais dès le stade de la floraison, tous les optima sont représentés par les éclairements 4 et 5 : la hauteur des tiges

et la grandeur des feuilles atteignent leur maximum en 4, la longueur et la grosseur des racines, le poids frais des plantes ainsi que leur poids sec l'atteignent à la lumière solaire directe.

7° *Amarantus retroflexus*.

Les graines d'*Amarantus* germent à peu près en même temps à l'obscurité et à des éclairements d'intensité différente. Mais dès que les cotylédons sont débarrassés du tégument séminal, le développement devient

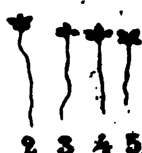


Fig. 27. — *Amarantus retroflexus*. — Plantes récoltées aux éclairements 2, 3, 4, 5, au moment où elles ont six feuilles développées (Stade 2).





Fig. 28. — *Amarantus retroflexus*. — Plantes récoltées aux éclairements 2, 3, 4 et 5, au début de leur floraison (Stade 3).

beaucoup plus rapide à la lumière qu'à l'obscurité, et d'autant plus rapide que l'intensité lumineuse est plus forte. Les jeunes

AMARANTUS RETROFLEXUS	6 FEUILLES DÉVELOPPÉES Éclairements				DÉBUT DE LA FLORAISON Éclairements				FIN DE LA FLORAISON Éclairements				PLANTES EN FRUITS Éclairements	
	2	3	4	5	2	3	4	5	2	3	4	5	4	5
Longueur des tiges.	4c,8	3,2	3	2,8	6	9	9	21	19	21	40	55	41	69
Longueur des racines	5.5	11,5	8,5	8,5	8	12,8	19	24	8	20	25	31	26	31
Longueur des limbes foliaires	1,2	1,2	1,7	1,6	2,4	2,6	4,2	5,7	4	4	5,5	5,7	5,5	6,7
Longueur des pétioles	0,4	0,4	0,8	0,7	0,9	1,6	2,8	1	2,6	2,8	3,7	2	3,7	2
Largeur des limbes.	0,7	0,7	1,2	1	1,1	1,6	1,6	2,2	2	2	2,2	2,3	2,2	2,3

plantules meurent, à l'éclairement 1, aussitôt que les cotylédons sont étalés. En 2, comme en 3, 4 et 5, les plantes fleurissent et fructifient.

La floraison se produit en même temps en 4 et en 5; elle a lieu avec un retard de quatre jours en 3 et de quinze jours en 2. La mensuration des plantes récoltées sous les cinq éclairements, aux divers stades du développement, a fourni les résultats réunis dans le tableau ci-dessus.



Fig. 29. — *Amarantus retroflexus*. — Plantes récoltées aux éclairements 2, 3, 4 et 5, à la fin de la période de floraison (Stade 4).

Les optima lumineux se déplacent, au cours du développement, de 2 en 5 pour la hauteur des plantes (fig. 27, 28, 29 et 30), de 3 en 5 pour la longueur des racines, de 4 en 5 pour la grandeur des limbes. La longueur des pétioles est à son maximum en 4 pendant tout le développement.

Les optima lumineux sont représentés, pendant la plus grande partie de la vie de l'*Amarantus*, par des éclairements très intenses. Pendant une très courte période qui suit celle de la germination, la longueur des racines, la hauteur des plantes et leur poids frais atteignent leur maximum à des intensités lumineuses assez faibles (2 et 3), mais dès le début de la floraison, les éclairements

optima correspondent déjà, sous tous les points de vue examinés, à des intensités lumineuses fortes (4 ou 5) ; à la fin de la période de végétation, la longueur totale des feuilles est plus grande en 4 ; la hauteur des tiges, la longueur des racines, la largeur des feuilles, le poids frais et le poids sec des plantes atteignent leur



Fig. 30. — *Amarantus retroflexus*. — Plantes récoltées aux éclairements 4 et 5, lorsque les fruits sont mûrs (Stade 5).

maximum à la lumière solaire directe. Sous cette intensité lumineuse, les tiges des *Amarantus* sont plus épaisses, les rameaux secondaires sont plus robustes et plus nombreux. Au moment où les plantes sont en fleurs, ces rameaux sont au nombre de 6 à l'éclairement 3, de 11 à l'éclairement 4, et de 12 à l'éclairement 5.

8° *Salsola Kali*.

La germination des graines de *Salsola Kali* se produit un peu plus rapidement à la lumière solaire directe qu'à l'obscurité. L'action accélératrice de la lumière sur le développement se

fait surtout sentir dès que les plantules ont leurs cotylédons libres. Lorsqu'elles vivent à l'obscurité, elles cessent de croître quand leurs cotylédons sont étalés, et meurent après un temps très court. Les graines germées à l'éclairement 1 développent des cotylédons qui ont une coloration verte à peu près semblable à celle des plantes cultivées aux éclairements intenses; les individus croissant à cette lumière faible meurent dès que leurs cotylédons sont complètement développés. En 2, les *Salsola* vivent pendant un temps un peu plus long; les deux premières feuilles commencent à se montrer entre les deux cotylédons, lorsque les plantes meurent. A l'éclairement 3, les *Salsola* poursuivent leur développement jusqu'à la période correspondant à la maturité des fruits.

Les individus cultivés aux intensités lumineuses 3, 4 et 5 arrivent en même temps au second stade (huit feuilles développées sur la tige principale). Ceux qui croissent en 3 atteignent le troisième stade (seize feuilles développées), cinq jours après ceux qui sont cultivés en 4 et en 5.

Les plantes commencent à fleurir en même temps en 4 et en 5; mais lorsque les inflorescences se forment, ces plantes n'ont pas le même développement dans leur appareil végétatif; ce dernier s'est développé moins vite à l'éclairement 4 qu'à l'éclairement 5. En effet, on compte, au début de la floraison, 14 nœuds chez les plantes développées en 4, et on compte 23 nœuds chez celles qui vivent en 5. J'ai signalé déjà des faits analogues à propos de la Mercuriale.

Quant aux individus cultivés en 3, ils fleurissent dix jours après ceux qui sont soumis à des éclairements plus intenses.

Les mensurations opérées sur des échantillons moyens, récoltés sous les divers éclairements pendant le développement, ont donné les résultats réunis dans le tableau ci-contre.

Pendant toute la durée du développement du *Salsola*, l'éclairement le plus favorable pour la longueur de la racine, pour la largeur des feuilles et pour la production de substance sèche, est représenté par la lumière solaire directe (S. planche X). La hauteur des plantes et la production de substance fraîche atteignent leur maximum au début du développement

SALSOLA KALI	COTYLÉDONS ÉTALÉS Éclairements		8 FEUILLES DÉVELOPPÉES Éclairements		16 FEUILLES DÉVELOPPÉES Éclairements			FLORAISON Éclairements			PLANTES FLÉTRIES Éclairements	
	4	5	4	5	3	4	5	3	4	5	4	5
Hauteur des plantes....	13cm	10	13	**15**	13	13,5	**20**	30	33	**49**	33	**55**
Longueur des racines....	12	12	17	**29**	15	23	**45**	13,7	28	**45**	29	**47**
Longueur des feuilles....			1,4	1,4	**1,6**	1,5	1,5	**1,7**	1,5	1,5	1,5	1,5
Largeur des feuilles....	0,1	**0,12**	0,10	**0,12**	0,05	0,10	**0,12**	0,05	0,10	**0,12**	0,10	**0,12**

à l'éclairement 4; mais dès que les *Salsola* ont huit feuilles développées sur leur tige principale, c'est à la lumière solaire directe que la hauteur de leur tige et leur poids frais total sont les plus considérables. Quant à la longueur des feuilles, elle est à peu près la même dans tous les lots de plantes, au début de la période végétative; à partir du moment où les *Salsola* sont pourvus de seize feuilles, ces feuilles sont plus longues à l'éclairement 3 que sous les éclairements 4 et 5.

A la fin de la période végétative du *Salsola*, l'éclairement naturel le plus favorable, à tous les points de vue dont je me suis occupé, est donc représenté par la lumière solaire directe.

9° *Atriplex crassifolia.*

La germination des graines d'*Atriplex crassifolia* est beaucoup plus rapide à la lumière qu'à l'obscurité, et les graines germent d'autant plus vite à la lumière que l'intensité d'éclairement est plus forte. Des semis ayant été faits le même jour et à la même heure, à l'obscurité et à cinq éclairements différents, le temps écoulé jusqu'à la sortie de la radicule a été de 40 jours à l'obscurité, de 30 jours aux éclairements 1 et 2, de 22 jours aux éclairements 3 et 4, de 18 jours à la lumière solaire directe.

Les jeunes plantules meurent, à l'obscurité et à l'éclairement 1, dès que les cotylédons sont étalés. En 2, elles cessent de se développer lorsqu'elles sont pourvues de leurs deux pre-

mières feuilles. En 3, les *Atriplex* croissent jusqu'à la floraison, mais leur développement est très faible et très lent ; on observe, dans leur croissance, un retard vis-à-vis des individus cultivés à des éclairements plus intenses, qui est déjà sensible au premier stade étudié (4 feuilles développées) ; ce retard est beaucoup plus net encore au moment de la floraison, car les plantes cultivées en 3 ne fleurissent que quinze jours après celles qui sont cultivées en 4 et en 5; de plus, le nombre des fleurs formées sur ces *Atriplex* développés à un éclairement faible, est extrêmement réduit; la plupart ne produisent pas de fruits.

La floraison a lieu en même temps en 4 et en 5, mais la maturation des fruits est beaucoup plus rapide sous ce dernier éclairement.

Les mensurations opérées sur les plantes récoltées aux différents stades de leur développement, sous les cinq éclairements, ont donné les résultats réunis dans le tableau ci-dessous.

ATRIPLEX CRASSIFOLIA	4 FEUILLES DÉVELOPPÉES Éclairements			12 FEUILLES DÉVELOPPÉES Éclairements			PLANTE EN FRUITS Éclairements	
	3	4	5	3	4	5	4	5
Hauteur des plantes........	**7c,5**	7,2	5	7,5	**20**	16	**48**	26
Longueur des racines......	7,2	**23**	22	7,2	**23**	22	**39**	32
Longueur des feuilles.......	1,3	**2,7**	1,9	1,3	**2,7**	2	**3,3**	2
Largeur des feuilles........	0,5	**1**	0,9	0,5	**1,3**	1	**1,6**	0,5

On voit que presque tous les optima lumineux correspondent à l'éclairement 4, et se maintiennent à cette intensité lumineuse pendant toute la durée du développement; seul, celui qui correspond à la hauteur des plantes est en 3 au début de la végétation, et se déplace vers 4 dans la suite (A. Planche X).

10° *Solanum tuberosum*.

Des tubercules de Pomme de terre de même poids ont été plantés le même jour, et sous une même épaisseur de terre, aux différents éclairements; les premières pousses sont ap-

parues à la surface du sol à peu près en même temps dans les divers lots. Après quelques jours, on pouvait déjà constater des différences sensibles dans l'aspect général des parties aériennes. Leur coloration verte était plus foncée sous les éclairements faibles qu'aux intensités lumineuses fortes; la longueur des tiges était d'autant plus grande que l'éclairement était moins intense. Les jeunes pousses, en 1 et 2, s'inclinaient vers le sol, tandis que celles qui étaient soumises à des éclairements plus forts restaient verticales.

La floraison s'est produite quatre jours plus tôt en 4 qu'en 5, et dix jours plus tôt en 4 qu'en 3; aucune fleur ne s'est développée en 2 ni en 1. Des mensurations ont été opérées à ce moment sur les parties aériennes et ont donné les résultats suivants:

SOLANUM TUBEROSUM	ÉCLAIREMENTS				
	1	2	3	4	5
Longueur des tiges........	**93**cm	65	65	46	43
Longueur des pétioles.....	**1,6**	1	1	0,8	0,8
Longueur des limbes......	0,6	6,5	**5,2**	5	5
Largeur des limbes........	3,6	**4,5**	4	3	2,8

On voit donc, d'après ces chiffres, de même que par l'examen



Fig. 31. — *Solanum tuberosum.* — Parties aériennes des plantes cultivées aux éclairements 1, 2 et 3, récoltées au moment de la floraison.

des figures 31 et 32, qu'au moment de la floraison, les tiges et les pétioles de Pomme de terre sont d'autant plus longs qu'ils

se sont développés à un plus faible éclairement; quant aux limbes foliaires, ils atteignent leur grandeur maxima à l'éclairement 2.

En 1, les tiges rampent sur toute leur longueur; en 2, elles sont plus rigides et moins couchées; la reptation est encore moins forte en 3; en 4, les tiges sont seulement légèrement courbées à la base et se dressent ensuite; enfin en 5 elles sont absolument verticales.



Fig. 32. — *Solanum tuberosum*. — Parties aériennes des plantes cultivées aux éclairements 4 et 5, récoltées au moment de la floraison.

L'arrêt du développement des organes aériens de la Pomme de terre et leur dessiccation se sont produits en même temps en 3, 4 et 5; huit jours plus tard en 2, et vingt jours plus tard en 1.

Les tubercules développés dans les divers lots ont été récoltés et pesés. Le tableau suivant indique les poids et les nombres moyens des tubercules correspondant à un pied cultivé sous chacun des éclairements, ainsi que leur teneur en eau.

ÉCLAIREMENTS......	1 :	2 :	3 :	4 :	5 :
Nombre de tubercules...........	1	6	12	12	**14**
Poids frais de ces tubercules......	0 gr 63	140 gr	514 gr	724 gr	**917 gr**
Poids sec.........	0 gr 11	11 gr	125 gr	175 gr	**211 gr**
Teneur en eau de 100 gr de tubercules frais......	83 p. 100	**93 p. 100**	76 p. 100	76 p. 100	77 p. 100

On voit que le nombre des tubercules, leur poids frais, et leur poids sec, sont d'autant plus grands que les plantes qui les ont produits se sont développées à éclairement plus intense. La teneur en eau des tubercules est à peu près la même sous les trois éclairements les plus forts; elle est plus élevée chez ceux qui proviennent de plantes cultivées aux intensités lumineuses faibles.

Les Pommes de terre qui ont été étudiées dans ces expériences appartiennent à une variété dont les tubercules sont colorés superficiellement en rose. En pratiquant une section transversale dans ces tubercules, on constate que la coloration s'étend dans les tissus profonds, en perdant peu à peu de son intensité ; les parties centrales sont très faiblement colorées. La culture à des intensités lumineuses différentes influe sur la coloration de ces tubercules. Chez les individus cultivés en 1, la surface est très faiblement teintée de rose et les tissus internes sont absolument blancs. Les parties superficielles sont colorées un peu plus fortement chez les tubercules développés en 2, mais les parties internes sont encore parfaitement blanches. En 3, 4 et 5, les tubercules ont une surface plus colorée que celle des mêmes organes formés en 2, leurs tissus profonds sont colorés en rose à peu près également dans ces 3 lots.

Les tubercules provenant des plantes développées sous les cinq éclairements s'étant constitués à des profondeurs semblables, c'est dans les différences des conditions d'éclairement dans lesquelles se sont développées les parties vertes des plantes qui les ont produits, qu'il faut rechercher les raisons de leur coloration différente. Les composés qui se constituent dans les organes verts sont de nature différente suivant l'éclairement auquel sont soumis ces organes ; peut-être est-ce l'état d'oxydation de ces composés qui diffère dans les divers lots de plantes ; en tout cas, il semble bien que ce soit à la différence de constitution des composés élaborés dans les parties vertes, qu'il faille attribuer ici la différence de coloration des organes souterrains.

11° *Teucrium Scorodonia*.

Comme je l'ai dit plus haut, toutes les plantes dont il a été question jusqu'ici appartiennent à des espèces qui, dans les conditions naturelles, sont habituées à se développer à la lumière solaire directe ou assez peu atténuée ; des expériences ultérieures, conduites dans le même sens que celles-ci, porteront sur des espèces vivant dans la nature à un éclairement plus

faible, et adaptées par conséquent à la vie à l'ombre. J'ai toutefois cultivé une de ces dernières dans les mêmes conditions d'éclairement que les dix espèces dont il a été question jusqu'ici, pour permettre d'entrevoir de quelle nature sont les différences entre le développement des plantes sciaphiles et celui des plantes sciaphobes, sous les divers éclairements.



Fig. 33. — Photographies montrant l'action inverse d'éclairements de plus en plus intenses, 2, 3, 4, 5, d'une part sur une plante T adaptée à l'ombre (*Teucrium Scorodonia*), et d'autre part sur une plante A adaptée à un fort éclairement (*Amarantus retroflexus*).

J'ai réuni ci-contre deux photographies dont l'une représente le *Teucrium Scorodonia* (fig. 33) (plante sciaphile), récolté vers la fin de sa première année de végétation, et l'*Amarantus retroflexus* (plante sciaphobe), récolté à la même époque que le précédent. On voit que les modifications déterminées par la variation de l'éclairement dans la forme des plantes ont été produites exactement en sens contraire chez ces deux espèces.

Parmi les quatre éclairements auxquels ont été cultivées ces

plantes, celui qui correspond à l'intensité lumineuse la plus faible représente l'éclairement qui convient le mieux pour la hauteur de la tige, la longueur de la racine, la grandeur des feuilles, le poids frais et le poids sec, chez le *Teucrium Scorodonia*, tandis que c'est l'éclairement le plus intense qui est le plus favorable à ces divers points de vue pour l'*Amarantus retroflexus*.

IV. — *RÉSUMÉ ET DISCUSSION DES RÉSULTATS.*

I. — Variation de l'optimum lumineux au cours du développement. — *Si l'on considère, chez une plante donnée, l'influence exercée par la lumière sur un phénomène physiologique déterminé, on constate que l'éclairement le plus favorable à la production de ce phénomène n'est pas le même à tous les stades du développement de la plante étudiée. En d'autres termes, l'optimum lumineux, pour ce phénomène, n'est pas représenté par la même intensité lumineuse pendant toute la vie de la plante. D'une manière générale, cette intensité optima est faible pendant les premiers stades du développement, et correspond à des éclairements de plus en plus forts à mesure que la plante vieillit.*

On voit donc que si l'on étudie, à divers éclairements, un phénomène déterminé, dans une espèce végétale donnée, on ne peut caractériser physiologiquement cette espèce par un seul optimum de lumière correspondant au maximum d'intensité de ce phénomène. Il est nécessaire, si l'on veut représenter l'influence de la lumière sur ce phénomène, de figurer, pour cette espèce, la variation des optima aux divers stades du développement. C'est cette courbe de la variation des optima qui est la caractéristique physiologique de l'espèce, au point de vue du phénomène étudié. La figure obtenue, en représentant graphiquement cette variation, indique par son aspect le genre d'adaptation à la lumière de l'espèce considérée.

II. — Les courbes de variation des optima lumineux sont différentes pour les divers phénomènes physiologiques. — *La courbe de variation des optima lumineux est différente, chez une même plante, suivant le phénomène physiologique que l'on considère.* Nous allons voir, en étudiant les divers points de vue auxquels

je me suis placé dans ces recherches, quelles sont les différences qui existent entres ces courbes.

J'ai résumé dans les courbes qui sont figurées ci-après, la plupart des résultats obtenus dans mes recherches. J'ai porté en abscisses les éclairements auxquels les divers phénomènes ont atteint leur maximum d'intensité, et en ordonnées, les stades du développement auxquels ces phénomènes ont été étudiés (1). Les optima lumineux étant identiques, pour plusieurs phénomènes, pendant une partie ou même parfois pendant la totalité du développement, j'ai indiqué l'emplacement des optima par des cercles au milieu desquels se trouvent des traits en nombre égal à celui des phénomènes qui ont leurs optima lumineux situés en ces points. Tous les optima correspondant à un même phénomène sont réunis par une ligne, mais lorsque les lignes correspondant à plusieurs phénomènes coïncident entre elles, je n'en ai figuré qu'une, en indiquant à côté d'elle, le nombre des lignes qu'elle représente, par un nombre égal de flèches ; j'ai aussi indiqué à quel phénomène chaque ligne correspond au moyen d'une lettre placée à la base de la flèche qui la représente.

1° Poids sec absolu. — *L'éclairement auquel le poids de la substance sèche totale atteint son maximum varie, au cours du développement, pour le Blé, la Mercuriale, le Radis, le Pois, la Capucine et l'*Amarantus ; *il reste constant, au contraire, pour la Saponaire, le* Salsola *et l'*Atriplex.

L'optimum lumineux, pour le poids sec des plantes appartenant à la première de ces deux séries, a pu être déterminé, au début du développement, cet optimum étant représenté pendant cette période par un éclairement plus faible que celui de la lumière solaire directe. Il correspond à une lumière très atténuée (éclairement 2) pour le Blé, le Radis et le Pois, et à une lumière faiblement atténuée (éclairement 4), pour la Mercuriale, la Capucine et l'*Amarantus*.

(1) On peut ainsi se rendre compte : 1° de la variation de l'optimum lumineux pour chacun des phénomènes qui ont été étudiés (en suivant les courbes qui représentent ces variations) ; 2° de la valeur des optima lumineux à un stade déterminé du développement, pour les différents phénomènes considérés (en suivant les lignes pointillées horizontales).

L'optimum lumineux pour le poids sec, à la fin du développement, n'a pu être déterminé que pour le Blé et la Capucine; chez le Blé, il est représenté par l'éclairement 4 (lumière solaire faiblement atténuée) et chez la Capucine, par les éclairements 4-5. Les quatre autres espèces étudiées, présentant à la fin du développement leur maximum de substance sèche à la lumière solaire directe, ont par conséquent, au point de vue du poids sec, un optimum lumineux qui correspond à un éclairement égal ou supérieur à celui de la lumière solaire directe ; cet

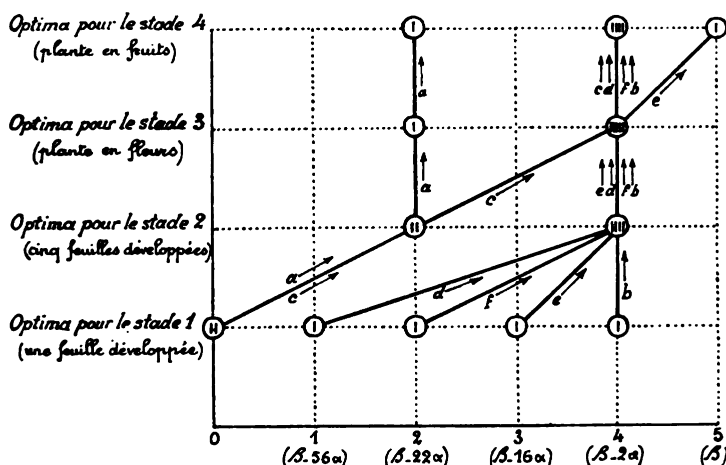


Fig. 34. — Tableau des courbes de variation des optima lumineux pour le *Triticum vulgare*. — *a*, Variations de l'optimum lumineux pour la longueur des feuilles; *b*, variations de l'optimum lumineux pour la largeur des feuilles; *c*, variations de l'optimum lumineux pour la hauteur des tiges; *d*, variations de l'optimum lumineux pour la longueur des racines; *e*, variations de l'optimum lumineux pour la production de la substance fraîche; *f*, variations de l'optimum lumineux pour la production de la substance sèche.

optimum n'a donc pu être déterminé exactement, l'éclairement le plus intense dont je disposais étant précisément représenté par la lumière solaire directe. On peut donc dire seulement que, pour la Mercuriale, le Radis, le Pois et l'*Amarantus*, l'optimum lumineux pour le poids sec était représenté pendant les derniers stades du développement par un éclairement égal ou supérieur à celui de cette lumière solaire directe.

On voit que l'optimum lumineux pour le poids sec a subi des variations très importantes au cours du développement, chez le Radis et le Pois, des variations plus faibles chez le Blé et

plus faibles encore chez la Mercuriale, la Capucine et l'*Amarantus*.

La seconde série de plantes (chez lesquelles l'éclairement le plus favorable pour le poids sec ne présente aucune variation au cours du développement), renferme la Saponaire, le *Salsola* et l'*Atriplex*. Pour ces trois espèces, qui sont habituées à vivre dans la nature à un éclairement très intense, l'éclairement le plus favorable correspond à la lumière solaire directe. Il a donc été impossible, pour les raisons déjà indiquées précédemment, de déterminer l'optimum lumineux pour le poids sec chez ces trois plantes, et de rechercher si cet optimum subissait des variations au cours du développement; on peut dire seulement que pendant toute la durée de la vie de ces végétaux, l'éclairement optimum pour le poids sec est égal ou supérieur à celui de la radiation solaire directe.

Ce qui vient d'être dit pour le poids sec des plantes entières, chez les neuf espèces étudiées, est également vrai pour celui des parties aériennes considérées en particulier. Il n'en est pas de même pour le poids sec des parties souterraines prises à part. *Dans la plupart des cas, lorsque l'optimum lumineux pour le poids sec de la partie aérienne des plantes est représenté par la lumière solaire atténuée, c'est à un éclairement plus intense que celui qui correspond à cet optimum que la partie souterraine des plantes atteint son poids sec maximum.*

Le poids sec des fruits atteint aussi son maximum à un éclairement supérieur à celui auquel le poids sec de la plante entière est le plus élevé. Pour toutes les plantes étudiées, c'est à la lumière solaire directe, que ce maximum est atteint.

2° Augmentation du poids sec aux divers stades. — L'éclairement auquel est atteint le maximum de poids sec absolu, pour une plante prise à un certain stade de son développement, ne correspond pas toujours à celui auquel l'*augmentation* du poids de substance sèche, depuis le stade précédent, a été le plus considérable.

La courbe de variation des optima lumineux pour l'augmentation du poids sec coïncide à peu près avec celle de la variation des optima pour le poids sec absolu, chez toutes les plantes étudiées,

quant aux premiers stades du développement ; mais, pour certaines espèces, ces deux courbes diffèrent l'une de l'autre dans la partie qui correspond à la fin du développement. Pour la Mercuriale et l'*Atriplex* (fig. 35 et 42) par exemple, tandis que le poids sec de la plante entière est à son maximum à la lumière solaire directe, au moins pour tous les stades compris entre le début de la floraison et la fin du développement, l'augmentation de ce poids sec entre les deux derniers stades étudiés (pendant la maturation des fruits) est plus considérable à la lumière atténuée :

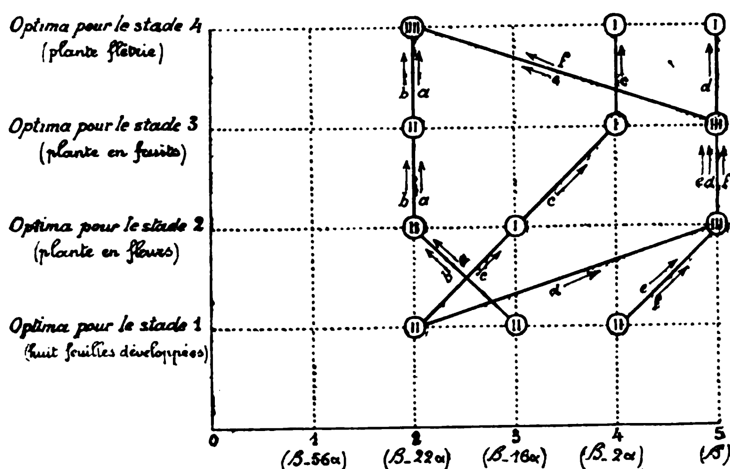


Fig. 35. — Tableau des courbes de variation des optima lumineux pour le *Mercurialis annua*. — *a*, Variations de l'optimum lumineux pour la longueur des feuilles ; *b*, variations de l'optimum lumineux pour la largeur des feuilles ; *c*, variations de l'optimum lumineux pour la hauteur des tiges ; *d*, variations de l'optimum lumineux pour la longueur des racines ; *e*, variations de l'optimum lumineux pour la production de la substance fraîche ; *f*, variations de l'optimum lumineux pour la production de la substance sèche.

en 2 pour la Mercuriale, et en 4 pour l'*Atriplex*. La différence existant entre les deux courbes est due à ce que chez la Mercuriale et l'*Atriplex*, le poids de la substance sèche étant de beaucoup supérieur au moment de la floraison chez les individus cultivés à l'éclairement 5, ce poids conserve sa supériorité chez ces plantes jusqu'à la fin du développement, quoique, pendant la dernière phase de végétation, l'augmentation de la quantité de substance sèche soit plus considérable chez les individus cultivés à une intensité lumineuse moindre.

Cette plus grande production de substance sèche, constatée

plus faibles encore chez la Mercuriale, la Capucine et l'*Amarantus*.

La seconde série de plantes (chez lesquelles l'éclairement le plus favorable pour le poids sec ne présente aucune variation au cours du développement), renferme la Saponaire, le *Salsola* et l'*Atriplex*. Pour ces trois espèces, qui sont habituées à vivre dans la nature à un éclairement très intense, l'éclairement le plus favorable correspond à la lumière solaire directe. Il a donc été impossible, pour les raisons déjà indiquées précédemment, de déterminer l'optimum lumineux pour le poids sec chez ces trois plantes, et de rechercher si cet optimum subissait des variations au cours du développement; on peut dire seulement que pendant toute la durée de la vie de ces végétaux, l'éclairement optimum pour le poids sec est égal ou supérieur à celui de la radiation solaire directe.

Ce qui vient d'être dit pour le poids sec des plantes entières, chez les neuf espèces étudiées, est également vrai pour celui des parties aériennes considérées en particulier. Il n'en est pas de même pour le poids sec des parties souterraines prises à part. *Dans la plupart des cas, lorsque l'optimum lumineux pour le poids sec de la partie aérienne des plantes est représenté par la lumière solaire atténuée, c'est à un éclairement plus intense que celui qui correspond à cet optimum que la partie souterraine des plantes atteint son poids sec maximum.*

Le poids sec des fruits atteint aussi son maximum à un éclairement supérieur à celui auquel le poids sec de la plante entière est le plus élevé. Pour toutes les plantes étudiées, c'est à la lumière solaire directe, que ce maximum est atteint.

2° Augmentation du poids sec aux divers stades. — L'éclairement auquel est atteint le maximum de poids sec absolu, pour une plante prise à un certain stade de son développement, ne correspond pas toujours à celui auquel l'*augmentation* du poids de substance sèche, depuis le stade précédent, a été le plus considérable.

La courbe de variation des optima lumineux pour l'augmentation du poids sec coïncide à peu près avec celle de la variation des optima pour le poids sec absolu, chez toutes les plantes étudiées,

Considérons par exemple le Pois (fig. 37), au commencement de son développement, entre le moment où la graine a germé et celui où les deux premières feuilles ont achevé de se développer. Pendant cette période, la production de la substance sèche atteint son maximum d'activité chez les plantes cultivées à une lumière très faible (éclairement 2) ; il faut donc en conclure que l'assimilation du gaz carbonique de l'air et des composés

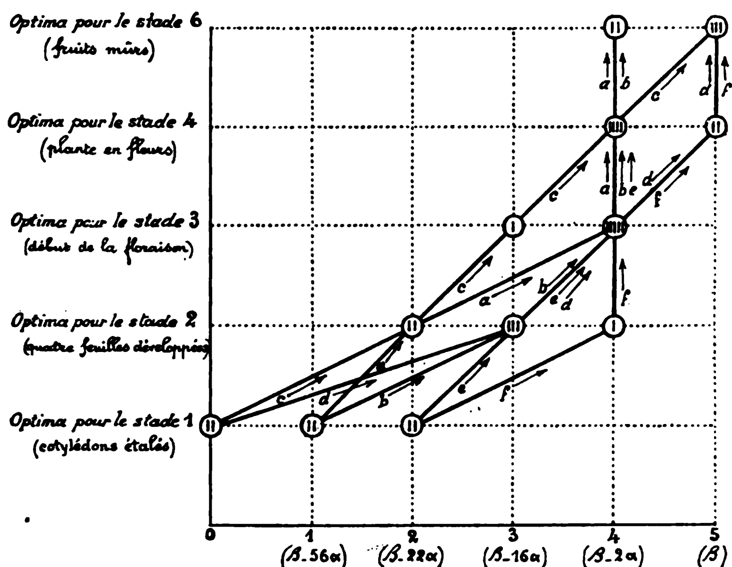


Fig. 36. — Tableau des courbes de variation des optima lumineux pour le *Raphanus sativus*. — *a*, Variations de l'optimum lumineux pour la longueur des feuilles; *b*, variations de l'optimum lumineux pour la largeur des feuilles; *c*, variations de l'optimum lumineux pour la hauteur des tiges; *d*, variations de l'optimum lumineux pour la longueur des racines; *e*, variations de l'optimum lumineux pour la production de la substance fraîche; *f*, variations de l'optimum lumineux pour la production de la substance sèche.

contenus dans le sol a été plus considérable à cette intensité lumineuse qu'à toutes les autres. La détermination de la substance sèche à un stade plus avancé (lorsque les plantes ont 6 feuilles développées) montre que la production de cette substance a été beaucoup plus active, depuis le stade précédent, chez les plantes cultivées à l'éclairement 4.

La récolte des Pois ayant atteint le premier stade a été faite le 22 Avril; celle des individus arrivés au deuxième stade a eu lieu le 9 Mai. Le tableau (page 114), indiquant la proportion

des jours ensoleillés pour la totalité des jours de chaque mois, montre que cette proportion est restée la même pendant les mois d'Avril et de Mai; par conséquent, c'est bien l'optimum lumineux pour la production de la substance sèche qui a varié chez le Pois entre le moment où les jeunes plantes ont deux feuilles développées et celui où elles sont pourvues de six feuilles. Cherchons à quelles causes on peut attribuer cette variation.

La différence de surface assimilatrice ne peut être invoquée, car les mensurations opérées sur le Pois, ainsi que l'examen des figures représentant le stade 1 et le stade 2 (planche IX), nous montrent que la surface des feuilles, qui atteint son maximum en 2 au stade 1, est également beaucoup plus grande chez les individus cultivés en 2 que chez ceux qui sont cultivés en 4, au stade suivant; par conséquent, on ne peut expliquer par la différence de surface assimilatrice, que l'augmentation du poids sec qui était à son maximum en 2 au stade 1, soit à son maximum en 4 au stade 2, le maximum de surface assimilatrice étant atteint, pendant toute cette période, chez les individus cultivés en 2.

C'est donc dans la variation, aux différents stades du développement, de l'intensité de l'assimilation du carbone de l'air par unité de surface, et de celle des composés du sol, qu'il faut rechercher la cause de la variation de l'optimum lumineux pour la production de la substance sèche au cours du développement. Mais nous nous trouvons alors en face d'un problème de physiologie au sujet duquel de nombreuses recherches ont été faites, et dont la solution nous est encore inconnue : quels sont, chez les végétaux verts, les facteurs qui règlent l'intensité de la fonction chlorophyllienne? Griffon (1) a montré que lorsque le milieu modifie la teinte verte des feuilles, les variations dans l'intensité de la fonction chlorophyllienne, pour la même espèce végétale, s'expliquent assez bien en tenant compte de la structure anatomique de ces feuilles, mais dans beaucoup de cas, la constitution histologique aussi bien que la concentration de la chlorophylle dans les organes verts, ne peuvent seules expliquer

(1) Griffon, L'assimilation chlorophyllienne et la coloration des plantes *Ann. Sc. nat. Bot.*, 8e série, t. X, p. 1).

les différences constatées dans l'intensité d'assimilation ; il existe d'autres facteurs qui peuvent faire varier le phénomène chlorophyllien.

Parmi ces facteurs, Griffon (1) signale les suivants : 1° la nature propre des chlorophylles selon les espèces ; 2° l'activité particulière du protoplasme des chloroleucites qui intervient dans le phénomène assimilateur, soit directement, soit par l'intermédiaire d'une diastase.

Pour tenir compte de ces derniers facteurs dans l'interpré-

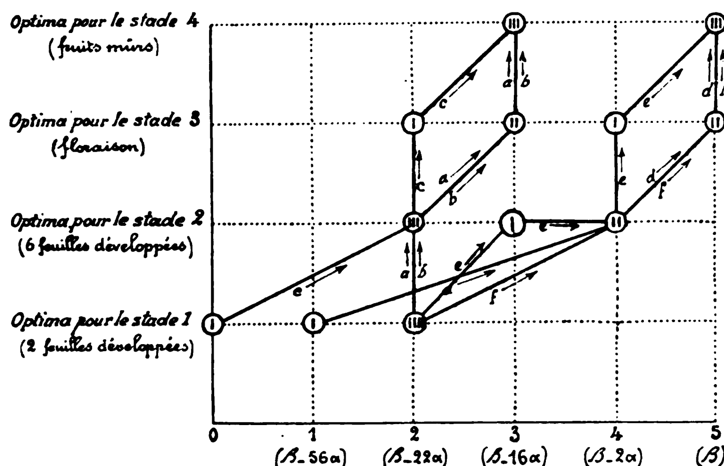


Fig. 37. — Tableau des courbes de variation des optima lumineux pour le *Pisum sativum*. — *a*, Variations de l'optimum lumineux pour la longueur des limbes ; *b*, variations de l'optimum lumineux pour la largeur des limbes ; *c*, variations de l'optimum lumineux pour la hauteur des tiges ; *d*, variations de l'optimum lumineux pour la longueur des racines ; *e*, variations de l'optimum lumineux pour la production de la substance fraîche ; *f*, variations de l'optimum lumineux pour la production de la substance sèche.

tation de mes expériences, il faudrait donc admettre que la nature de la chlorophylle, ainsi que les propriétés du protoplasme des chloroleucites, varient d'une manière notable pendant le cours du développement. Il paraîtrait plus admissible de faire intervenir surtout, dans les variations observées ici, les modifications de la structure anatomique qui se produisent certainement pendant le développement, ainsi que la variation subie par la concentration de la chlorophylle. Les résultats

(1) Griffon, L'assimilation chlorophyllienne et la structure des plantes. *Scientia*, n° 10.

obtenus dans mes recherches montrent, comme je le ferai remarquer plus loin, que l'optimum lumineux pour l'assimilation chlorophyllienne varie au cours du développement, pour la plupart des espèces considérées. Il est permis de supposer que l'étude comparée de l'assimilation, de la production de substance sèche, de la concentration de la chlorophylle, et de la structure anatomique, pendant les différentes phases du développement d'une même espèce végétale à des intensités lumineuses différentes, donnerait des renseignements intéressants sur les agents qui règlent l'intensité de l'assimilation. Cette dernière atteignant son maximum à des éclairements différents chez une même espéce, suivant que le développement est plus ou moins avancé, il serait nécessaire de déterminer quels sont les phénomènes pour lesquels les optima lumineux varient dans le même sens que celui qui correspond à l'assimilation.

Nous avons vu que Lubimenko a conclu de ses recherches que la production de la substance sèche augmente avec la lumière absorbée par la feuille, jusqu'à un certain maximum, et diminue ensuite quand la quantité de lumière absorbée continue à augmenter; la lumière solaire directe aurait donc une action retardatrice sur la production de la substance sèche chez la plupart des plantes étudiées par cet auteur, la production maxima ayant lieu à la lumière du jour fortement atténuée; quelques espèces seulement, pauvres en chlorophylle, produisent leur maximum de substance sèche à la lumière du jour peu atténuée ou même non atténuée. Lubimenko fait encore remarquer que l'action retardatrice de la lumière pour l'énergie assimilatrice commence à se manifester à un éclairement beaucoup plus fort que pour la production de substance sèche; il admet, d'une façon générale, qu'au point de vue de l'assimilation du carbone atmosphérique, il y a un excès de lumière dans la nature pour beaucoup de plantes de nos climats. L'excès de lumière est, par conséquent, beaucoup plus grand encore pour la production de substance sèche.

La méthode employée par Lubimenko consistait à mesurer l'augmentation de poids sec chez des jeunes plantes, après leur germination sous des intensités lumineuses différentes. L'examen des courbes figurées plus haut montre que la production de la

substance sèche, chez des plantes aussi jeunes que celles sur lesquelles Lubimenko a fait ses déterminations, a atteint son maximum à une lumière fortement atténuée, pour les espèces qui se développent dans la nature à une lumière solaire moyenne ; seules, les espèces qui vivent habituellement à une lumière très intense (plantes du littoral par exemple) ont, dans leur jeune âge, un optimum lumineux pour la production de substance sèche, représenté par la lumière solaire directe. Les résultats obtenus dans cette partie de mes recherches confirment donc entièrement ceux auxquels ont abouti les recherches expérimentales de Lubimenko ; mais, l'étude des plantes dans la suite de leur développement, m'a montré que l'optimum lumineux pour la production de la substance sèche ne reste pas le même pendant toute la durée de la végétation ; il correspond, comme je l'ai dit plus haut, à des éclairements de plus en plus intenses à mesure que la plante vieillit ; pour les espèces qui vivent habituellement à la lumière solaire directe, l'intensité lumineuse la plus favorable à la production de la substance sèche correspond, pour la fin du développement, à l'éclairement solaire le plus intense. Les espèces qui vivent habituellement à la lumière solaire atténuée, telles que le Blé, dont les pieds sont, dans les champs, très rapprochés les uns des autres, et se protègent mutuellement contre la radiation solaire directe, la Capucine, cultivée dans les jardins, ont à la fin de leur développement un optimum lumineux représenté par la lumière du jour légèrement atténuée ; enfin les plantes habituées à vivre dans l'ombre des bois (*Teucrium Scorodonia*) ont, à la fin de leur première année de végétation, un optimum lumineux représenté par un éclairement très faible.

Quoique l'étude des stades jeunes m'ait fourni des résultats semblables à ceux de Lubimenko, mes conclusions diffèrent donc de celles de cet auteur à cause des faits nouveaux que l'étude de l'influence de la lumière sur le développement complet de différentes espèces végétales m'a permis de mettre en évidence :

Au point de vue de la production de la substance sèche, la lumière à laquelle les plantes sont habituées à vivre dans la nature repré-

sente l'éclairement qui leur est le plus favorable, au moins dans la dernière période de leur développement.

3° Assimilation chlorophyllienne. — Ce que j'ai appelé le poids sec absolu, c'est-à-dire le poids sec de la plante à un stade déterminé et pour un éclairement donné, représente, si on en retranche le poids sec de la graine, la quantité totale de substance qui a été incorporée à la plante, depuis qu'elle a germé, ou ce que j'appellerai pour abréger l'*augmentation totale*. L'augmentation totale est le résultat de deux phénomènes physiologiques différents : le premier est la résultante de l'assimilation chlorophyllienne et de la respiration, le second est l'absorption par les racines. Or, on sait que ces deux phénomènes ont une part extrêmement inégale dans cette augmentation totale, la part qui provient de l'absorption radiculaire n'en étant qu'une fraction assez faible.

Par conséquent, l'augmentation totale mesure le résultat global des échanges d'oxygène et de gaz carbonique depuis la germination jusqu'au stade considéré à une fraction près qui est égale à la petite augmentation de poids due à l'absorption par les racines.

Si maintenant on considère par exemple le rapport des augmentations totales pour le même stade à deux éclairements, ce rapport ne sera pas très différent du rapport des résultats de l'assimilation chlorophyllienne seule pour ce même stade et à ces deux éclairements. En effet, la différence d'absorption par les racines et la différence de respiration dans les deux cas sont assez faibles par rapport à la différence d'assimilation chlorophyllienne.

Les mêmes considérations s'appliqueraient, en général, à la comparaison de la même plante au même éclairement et à deux stades de son évolution. Par suite, le rapport entre deux augmentations de poids sec d'un stade à un autre, pour un même éclairement, représente aussi très sensiblement le rapport des résultats de l'assimilation chlorophyllienne entre ces deux stades.

En somme, d'après ce qui vient d'être dit, toutes les conclusions énoncées dans le paragraphe précédent relativement

aux rapports des poids secs ou encore des augmentations de poids sec d'un stade à un autre, à divers éclairements, peuvent s'appliquer aux rapports des résultats de l'assimilation chlorophyllienne dans les mêmes conditions.

4° Poids frais absolu — *La courbe de variation de l'optimum lumineux au point de vue du poids frais, pour chacune des plantes étudiées, coïncide le plus souvent avec celle qui correspond au poids sec. De très légères différences ont été constatées chez le Blé, le*

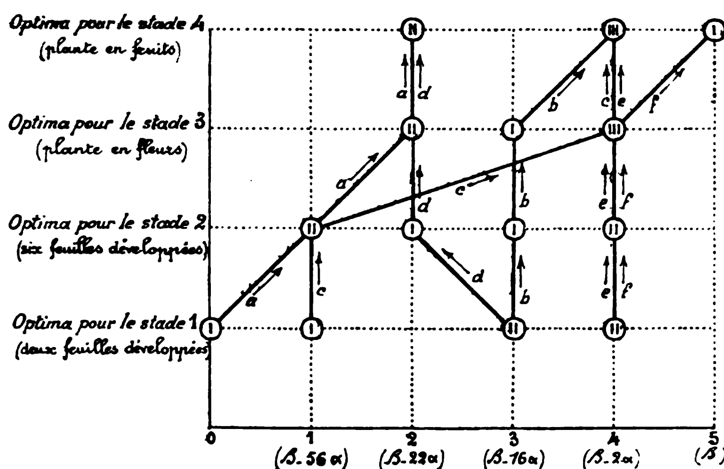


Fig. 38. — Tableau des courbes de variation des optima lumineux pour le *Tropæolum majus*. — *a*, variations de l'optimum lumineux pour la longueur des tiges; *b*, variations de l'optimum lumineux pour la longueur des racines; *c*, variations de l'optimum lumineux pour la longueur des pétioles: *d*, variations de l'optimum lumineux pour le diamètre des limbes; *e*, variations de l'optimum lumineux pour la production de la substance fraîche: *f*, variations de l'optimum lumineux pour la production de la substance sèche.

*Radis, le Pois, l'*Amarantus, *le* Salsola *et l'*Atriplex ; *à certains stades du développement de ces plantes, la courbe de variation de l'optimum pour le poids frais passe par des éclairements plus faibles que ceux par lesquels passe la courbe des optima pour le poids sec.* Ces différences sont dues à ce que, dans certaines limites d'éclairement, le poids sec diminue quand l'intensité lumineuse s'affaiblit, tandis qu'au contraire la teneur en eau augmente à mesure que cette intensité diminue ; il en résulte que si, à mesure que l'éclairement devient de moins en moins intense, le poids

8° Développement de l'appareil végétatif. — Tiges et racines : *L'éclairement optimum pour l'allongement des tiges et des racines n'est pas le même aux différents stades du développement. Pour les plantes habituées à vivre à un éclairement moyen, c'est l'éclairement le plus faible qui, au début du développement, est le plus favorable à cet allongement ;* on voit par exemple que la tige ainsi que la racine du Radis et du Pois atteignent leur maximum de longueur, au début du développement, à l'obscurité ou à l'éclairement 1 (fig. 36 et 37) ; sous les autres intensités lumineuses, la hauteur des tiges et la longueur des racines sont d'autant plus réduites que l'éclairement est plus intense. *Chez les plantes habituées à vivre à une lumière intense* (Salsola, Atriplex), *l'optimum lumineux pour l'allongement des tiges et des racines se trouve déjà représenté par une lumière très forte lorsque les plantes sont jeunes, et se maintient très élevé chez ces sujets jusqu'à la fin du développement* (fig. 41 et 42).

Chez les plantes vivant dans la nature à un éclairement moyen, l'optimum pour l'allongement des tiges et des racines, se déplace dès les premiers stades du développement vers des intensités lumineuses plus fortes ; d'autre part, celui qui correspond à l'allongement des tiges ne reste pas semblable à celui qui correspond à l'allongement des racines. Ce dernier se déplace brusquement ; il se trouve déjà représenté par un éclairement très intense lorsque la plante est encore jeune, et se maintient tel jusqu'à la fin de la période végétative. L'optimum lumineux pour l'allongement des tiges se déplace moins rapidement ; il reste représenté par l'éclairement le plus faible si la tige peut avoir à sa disposition des quantités suffisantes de matières de réserve (Solanum tuberosum) ; *dans le cas contraire, il se déplace peu à peu vers des éclairements plus intenses, et se trouve représenté, à la fin de la période végétative, par la lumière solaire directe ou très faiblement atténuée.*

Les auteurs ont émis des opinions très différentes sur le rapport qui existe entre l'allongement de la tige et celui de la racine, chez des végétaux cultivés à des intensités lumineuses différentes.

Certains auteurs ont prétendu que, suivant que les plantes sont cultivées à des éclairements de plus en plus faibles, les tiges sont plus allongées et les organes souterrains sont moins déve-

qui ont été obtenus par Jumelle dans les recherches précédemment citées.

Le rapport de la proportion d'eau contenue dans les parties aériennes, à celle des organes souterrains, n'est pas le même à tous les stades du développement. Chez les espèces qui vivent dans la nature à un éclairement intense (Saponaire, Salsola, Atriplex) *la teneur en eau des racines est moins grande que celle de l'appareil aérien pendant tout le développement, et quel que soit l'éclairement auquel on cultive ces plantes. Chez le Radis, plante à tubercule, on constate le phénomène contraire; la racine est plus riche en eau que l'appareil aérien. Chez toutes les autres espèces étudiées, la teneur en eau de la racine est plus forte que celle de l'ensemble de la tige, des feuilles, et des organes reproducteurs, au début du développement; tandis qu'au contraire, à partir d'un stade plus ou moins avancé suivant les espèces jusqu'à la fin de la période végétative, la racine est moins riche en eau que l'appareil aérien.*

7° Germination. — Parmi les graines sur lesquelles ont porté mes expériences, les unes, comme celle de *Triticum* et d'*Amarantus*, germent aussi vite à la lumière qu'à l'obscurité; d'autres, telles que celles de *Mercurialis*, de *Raphanus* et de *Pisum*, germent moins vite à la lumière qu'à l'obscurité; enfin d'autres encore, comme celles de *Salsola* et d'*Atriplex*, germent plus vite à la lumière qu'à l'obscurité.

Parmi ces différentes espèces, les cinq premières sont représentées par des plantes qui, dans la nature, vivent habituellement à une lumière moyenne, tandis que les plantes appartenant aux deux dernières croissent sur le littoral où elles sont exposées à une lumière très vive. On remarque que, *sur les graines des plantes se développant à un éclairement moyen, la lumière a une action retardatrice ou n'a aucune action, tandis qu'elle a une influence accélératrice sur les graines de plantes adaptées à un éclairement intense.* Ces résultats sont à rapprocher de ceux qui ont été obtenus récemment par Lubimenko dans ses recherches sur l'influence de l'éclairement sur le développement des fruits. Cet auteur a montré que c'est à l'obscurité ou à la lumière d'intensité égale à celle sous laquelle les graines se développent, que leur germination atteint le maximum de rapidité.

8° Développement de l'appareil végétatif. — Tiges et racines : *L'éclairement optimum pour l'allongement des tiges et des racines n'est pas le même aux différents stades du développement. Pour les plantes habituées à vivre à un éclairement moyen, c'est l'éclairement le plus faible qui, au début du développement, est le plus favorable à cet allongement ;* on voit par exemple que la tige ainsi que la racine du Radis et du Pois atteignent leur maximum de longueur, au début du développement, à l'obscurité ou à l'éclairement 1 (fig. 36 et 37) ; sous les autres intensités lumineuses, la hauteur des tiges et la longueur des racines sont d'autant plus réduites que l'éclairement est plus intense. *Chez les plantes habituées à vivre à une lumière intense* (Salsola, Atriplex), *l'optimum lumineux pour l'allongement des tiges et des racines se trouve déjà représenté par une lumière très forte lorsque les plantes sont jeunes, et se maintient très élevé chez ces sujets jusqu'à la fin du développement* (fig. 41 et 42).

Chez les plantes vivant dans la nature à un éclairement moyen, l'optimum pour l'allongement des tiges et des racines, se déplace dès les premiers stades du développement vers des intensités lumineuses plus fortes ; d'autre part, celui qui correspond à l'allongement des tiges ne reste pas semblable à celui qui correspond à l'allongement des racines. Ce dernier se déplace brusquement ; il se trouve déjà représenté par un éclairement très intense lorsque la plante est encore jeune, et se maintient tel jusqu'à la fin de la période végétative. L'optimum lumineux pour l'allongement des tiges se déplace moins rapidement ; il reste représenté par l'éclairement le plus faible si la tige peut avoir à sa disposition des quantités suffisantes de matières de réserve (Solanum tuberosum) ; *dans le cas contraire, il se déplace peu à peu vers des éclairements plus intenses, et se trouve représenté, à la fin de la période végétative, par la lumière solaire directe ou très faiblement atténuée.*

Les auteurs ont émis des opinions très différentes sur le rapport qui existe entre l'allongement de la tige et celui de la racine, chez des végétaux cultivés à des intensités lumineuses différentes.

Certains auteurs ont prétendu que, suivant que les plantes sont cultivées à des éclairements de plus en plus faibles, les tiges sont plus allongées et les organes souterrains sont moins déve-

loppés. D'autres ont combattu cette opinion et soutenu que chez les plantes cultivées à des lumières d'intensité différente, les variations constatées dans le développement des tiges, suivant l'éclairement, ne sont pas accompagnées de variations en sens contraire dans la croissance de l'appareil radiculaire.

Lubimenko pense que la croissance des organes végétatifs de la plante est en rapport avec la quantité de substance sèche produite, et qu'il existe un certain antagonisme entre le développement de la tige et celui de la racine.

Pour cet auteur, d'une façon générale, le développement de la

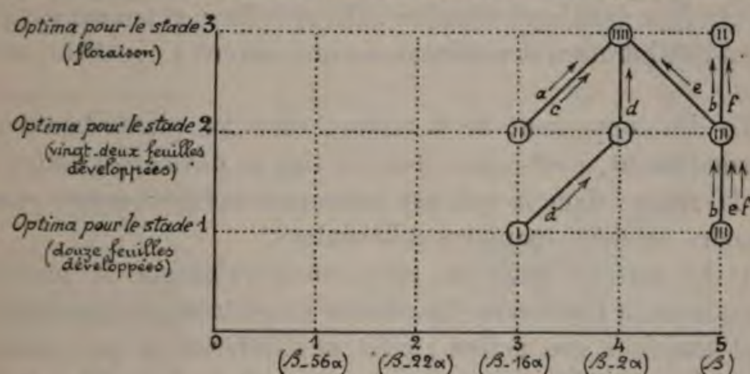


Fig. 39. — Tableau des courbes de variation des optima lumineux pour le *Saponaria officinalis*. — *a*, variations de l'optimum lumineux pour la longueur des tiges; *b*, variations de l'optimum lumineux pour la longueur des racines; *c*, variations de l'optimum lumineux pour la longueur des feuilles; *d*, variations de l'optimum lumineux pour la largeur des feuilles; *e*, variations de l'optimum lumineux pour la production de la substance fraîche; *f*, variations de l'optimum lumineux pour la production de la substance sèche.

racine augmente et celui de la tige diminue avec l'intensité de l'éclairement. Lubimenko explique cet antagonisme apparent de la manière suivante : la lumière a une action retardatrice sur la croissance de la tige; chez les végétaux cultivés à un éclairement très intense, une très petite partie des matériaux élaborés dans les feuilles est donc utilisée pour constituer cette tige; la plus grande partie est alors transportée dans la racine dont le développement devient ainsi très grand. Un trop fort éclairement, en diminuant la production de substance sèche, retarde en même temps le développement de la tige et celui de la racine.

Les résultats de mes expériences confirment ceux obtenus par Lubimenko ; mais les recherches faites sur des plantes cultivées

à des intensités lumineuses différentes, et considérées aux divers stades de leur développement, montrent que, dans l'étude du rapport existant entre le développement de la tige et celui de la racine, il faut considérer, d'une part la plante vivant aux dépens de ses réserves, d'autre part la plante vivant aux dépens des composés élaborés dans ses organes verts, et pour la formation desquels la lumière est indispensable.

La lumière influence le développement de la tige : 1° d'une manière directe, par suite de l'action retardatrice qu'elle exerce sur la croissance ; 2° d'une manière indirecte, à cause du rôle qu'elle joue dans le phénomène chlorophyllien, et par conséquent dans l'élaboration des substanees qui servent à constituer cette tige.

Le développement de la racine, chez les plantes cultivées normalement, c'est-à-dire dont la tige se développe dans l'air et la racine dans le sol, est influencé indirectement par la lumière de deux manières différentes :

1° La lumière joue un rôle considérable sur la pression osmotique, à l'intérieur des cellules constituant les organes qui sont soumis à son action ; c'est aux différences qui existent entre les pressions osmotiques des cellules constituant les organes aériens exposés à des éclairements divers qu'il faut attribuer en grande partie les différences de forme constatées entre ces organes. Les conditions osmotiques des organes aériens influencent d'une manière profonde celles des organes souterrains, et retentissent ainsi sur la forme de ces derniers. On conçoit donc que chez les plantules de Radis, de Pois, etc., récoltées sous les divers éclairements avant qu'elles n'aient utilisé la totalité des réserves de la graine, les racines, aussi bien que les tiges, soient d'autant plus longues que la lumière qui éclaire les parties aériennes est moins intense. L'action morphogénique exercée par la lumière sur les organes aériens influence donc indirectement les organes souterrains, et les modifications de croissance déterminées par l'éclairement seraient parallèles dans la tige et dans la racine pendant tout le développement des plantes, si ces dernières avaient toujours à leur disposition des quantités suffisantes de matière de réserve, et si le rôle de la lumière se bornait à une action morphogé-

nique; on constaterait alors que pendant tout le cours du développement, les racines, comme les tiges, s'allongent d'autant plus que les parties aériennes des plantes sont soumises à un éclairement plus faible.

2° La lumière agit encore indirectement sur la croissance des racines, comme sur celles des tiges, par suite du rôle qu'elle joue dans l'assimilation chlorophyllienne. Lorsque les plantes ont épuisé les réserves de la graine, la croissance de la racine est influencée par l'activité plus ou moins grande de l'assimi-

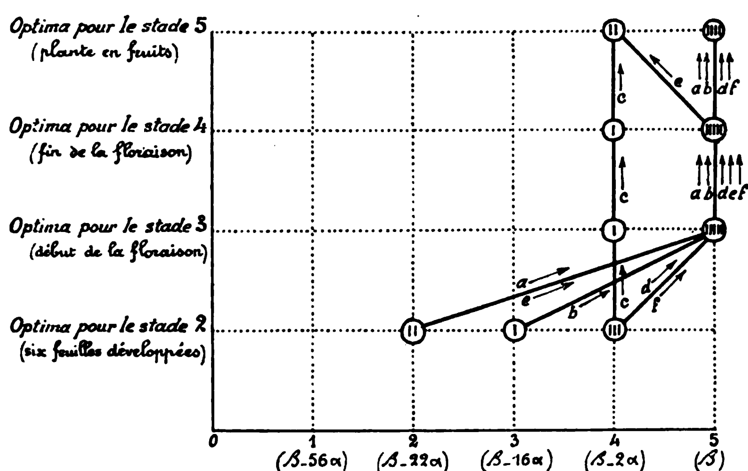


Fig. 40. — Tableau des courbes de variation des optima lumineux pour l'*Amarantus retroflexus*. — *a*, variations de l'optimum lumineux pour la longueur des tiges; *b*, variations de l'optimum lumineux pour la longueur des racines; *c*, variations de l'optimum lumineux pour la longueur des pétioles; *d*, variations de l'optimum lumineux pour la longueur et la largeur des limbes; *e*, variations de l'optimum lumineux pour la production de la substance fraîche; *f*, variations de l'optimum lumineux pour la production de la substance sèche.

lation dans les organes verts, l'assimilation chlorophyllienne étant la principale source des substances qui servent à constituer l'appareil radiculaire. Enfin le développement de cette partie de la plante dépend encore de celui des organes aériens, les racines ayant à leur disposition pour former leurs tissus des quantités de substances nutritives d'autant plus grandes que l'appareil aérien est plus réduit.

Ces considérations permettent d'expliquer les différents faits relatifs au rapport existant entre la croissance de la tige et celle de la racine :

Au début du développement, avant que les plantules n'aient utilisé la totalité des réserves de la graine, l'action morphogénique de la lumière intervient seule, directement sur la croissance de la tige et indirectement sur la croissance de la racine ; tige et racine s'allongent d'autant plus que l'éclairement est plus faible.

Plus tard, quand la plante doit constituer elle-même, aux dépens du gaz carbonique de l'air, les substances qui lui sont nécessaires pour former ses tissus, la lumière intervient de deux manières à peu près opposées sur la croissance de l'appareil végétatif : 1° elle intervient directement dans la croissance de la tige, et indirectement dans celle de la racine, par son action morphogénique (l'allongement étant d'autant plus rapide que l'éclairement auquel les plantes se développent est plus faible) ; 2° elle intervient indirectement dans la croissance de la tige, et dans celle de la racine, par le rôle qu'elle joue dans la synthèse chlorophyllienne (la croissance étant d'autant plus rapide que l'éclairement est plus rapproché de celui qui représente l'optimum lumineux pour l'assimilation). Pour la croissance de la racine, ces deux influences indirectes de la lumière se compliquent encore d'une troisième : le développement de l'appareil radiculaire est d'autant plus grand que la proportion de substances nutritives utilisées par la tige est plus faible.

Les plantes rampent lorsqu'elles sont cultivées à des éclairements faibles ; l'intensité lumineuse, et la période du développement auxquelles les plantes commencent à ramper, varient suivant les espèces végétales. Pendant presque toute la durée de son développement, la Mercuriale s'est développée verticalement sous tous les éclairements auxquels elle a été cultivée ; le Radis, la Capucine et la Pomme de terre, cultivés à une lumière faible, commencent à incliner leur tige vers le sol lorsqu'ils sont encore très jeunes ; la Saponaire et le Pois, commencent à ramper un peu plus tard. Quel que soit le stade du développement considéré, la tendance à la reptation n'est plus sensible à une intensité lumineuse égale ou supérieure à celle de l'éclairement 2 pour l'*Amarantus*, de l'éclairement 3 pour le Radis et de l'éclairement 4 pour le Blé ; les tiges de la Pomme de terre, de la Saponaire, du Pois et de la Capucine, sont couchées sur une plus ou moins grande partie de leur longueur, à tous les éclairements plus faibles

que celui de la lumière solaire directe. Maige a déjà montré qu'en cultivant à des intensités lumineuses différentes, certaines plantes à tige dressée ou à tige rampante, les deux sortes de plantes présentent des tiges rampantes chez les individus croissant à des intensités lumineuses faibles, et des tiges dressées chez ceux qui se développent sous les éclairements forts.

Toutes les plantes étudiées, à l'exception du Teucrium Scoro-

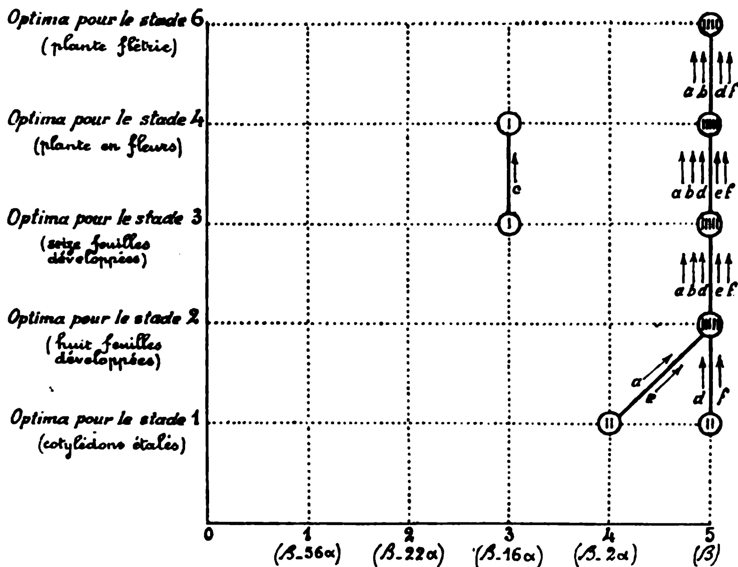


Fig. 41. — Tableau des courbes de variation des optima lumineux pour le *Salsola Kali*. — *a*, variations de l'optimum lumineux pour la longueur des tiges; *b*, variations de l'optimum lumineux pour la longueur des racines; *c*, variations de l'optimum lumineux pour la longueur des feuilles; *d*, variations de l'optimum lumineux pour la largeur des feuilles; *e*, variations de l'optimum lumineux pour la production de la substance fraîche; *f*, variations de l'optimum lumineux pour la production de la substance sèche.

donia, *avaient une tige d'autant plus épaisse et plus rameuse que le développement avait eu lieu à une intensité lumineuse plus forte. C'est à la lumière solaire directe que les rameaux secondaires étaient les plus nombreux et avaient le plus grand diamètre.*

Tubérisation. — *Le développement des organes de réserve souterrains est d'autant plus considérable que l'éclairement auquel sont soumis les organes aériens est plus intense.* Les tubercules de Radis et ceux de Pomme de terre sont d'autant plus développés que la lumière qui éclaire les parties vertes est plus vive.

Ces résultats confirment ceux qui ont été obtenus par Gaston Bonnier (1) dans ses recherches expérimentales relatives à l'influence du climat alpin sur le développement des végétaux. Les organes souterrains des plantes croissant à une altitude élevée sont beaucoup plus développés que ceux des mêmes espèces cultivées dans les plaines. Sous l'influence du climat alpin, l'ensemble des parties souterraines devient relativement plus développé par rapport à l'ensemble des parties aériennes. Après avoir montré que l'éclairement est l'une des causes principales qui interviennent dans les modifications déterminées par le climat des hautes altitudes, Gaston Bonnier fait remarquer qu'il faut attribuer à l'influence d'une lumière intense, la formation de réserves relativement abondantes dans les parties souterraines des plantes alpines. Il résulte de mes recherches que les différences constatées par Gaston Bonnier entre le développement des organes souterrains chez les plantes croissant à une lumière solaire très intense (climat alpin), et chez celles qui vivent à un éclairement moyen (climat des plaines), se retrouvent entre les végétaux vivant à cette dernière intensité lumineuse, et ceux qui se développent à des éclairements plus faibles.

FEUILLES. — *Il existe un optimum lumineux pour la grandeur des limbes foliaires.* Lubimenko avait déjà signalé l'existence de cet optimum.

L'optimum lumineux pour la grandeur des feuilles varie, au cours du développement, pour la plupart des plantes (fig. 34, 36, 37, 39 et 40). Le plus souvent l'intensité lumineuse à laquelle il correspond est d'autant plus forte que la plante est plus âgée (*Triticum*, *Raphanus*, *Pisum*, *Saponaria*, *Amarantus*). Cependant pour certaines plantes (fig. 35 et 38), le maximum de surface des feuilles est atteint, dans le jeune âge, à un éclairement moyen, et quand la plante est plus âgée, à un éclairement plus faible (*Mercurialis*, *Tropæolum*).

L'optimum lumineux pour la grandeur des feuilles reste

(1) Gaston Bonnier, Étude expérimentale de l'influence du climat alpin sur la végétation et les fonctions des plantes. (*Bull. Soc. Bot. de Fr.* t. XXXV, p. 436, 1888).

Id. Recherches expérimentales sur l'adaptation des plantes au climat alpin (*Annales des Sciences naturelles, Botanique*, 7e série t. XX, p. 217, 1895).

constant pendant toute la durée du développement chez le S[illegible] et l'*Atriplex* (fig. 11 et 12).

La plupart des recherches relatives à l'influence de l'intensité lumineuse sur le développement des feuilles ont été faites sur des plantes cultivées seulement à deux intensités lumineuses différentes. L'existence, chez une plante donnée, d'un éclairement optimum pour la grandeur des limbes, rend compte des différences qui existent entre les résultats obtenus par les divers auteurs.

Les recherches qui ont porté sur des plantes adultes, cultivées, d'une part à une lumière très faible (correspondant par exemple à l'éclairement 1 employé), et d'autre part à la lumière solaire directe, ont donné des résultats qui ont permis aux auteurs de conclure à un développement des limbes foliaires plus grand à la lumière solaire directe qu'à la lumière atténuée. Les conclusions étaient évidemment tout à fait contraires, pour la plupart des plantes, dans les expériences comparatives faites d'une part, avec une lumière peu atténuée (voisine de celle qui correspond à l'optimum), et d'autre part à la lumière solaire directe.

9° FLORAISON ET FORMATION DES FRUITS. — *Pour la plupart des plantes étudiées, la floraison et le début de la formation des fruits* [illegible] *Mais le nombre des fleurs et celui des fruits atteignent toujours leur maximum chez* [illegible] *directement.*

10° MATURATION DES FRUITS. — [illegible]

11° DÉTERMINISME DU SEXE. — *L*[illegible] *sur le déterminisme du sexe* [illegible] *Les expériences*

faites sur le *Mercurialis annua* semblent montrer que, sous les éclairements faibles, le rapport du nombre des pieds femelles au nombre total d'individus est plus petit que sous les éclairements forts ; en d'autres termes, *les fortes intensités lumineuses favoriseraient la production des organes reproducteurs femelles*. Toutefois cette partie de mes recherches ne permet pas de formuler des conclusions certaines sur ce sujet ; l'étude de cette question nécessite de nouvelles recherches.

III. L'ensemble des courbes de variation des optima lumineux pour les divers phénomènes physiologiques est différent pour chaque espèce végétale.

Les courbes de variation de l'optimum lumineux pour chaque phénomène physiologique sont différentes suivant la plante à laquelle on s'adresse, et c'est l'ensemble des courbes de variation correspondant aux divers phénomènes qui peut permettre de caractériser physiologiquement chaque espèce végétale au point de vue de la manière dont elle se comporte vis-à-vis de la lumière.

Chez le Blé, la Mercuriale, le Radis, le Pois, la Capucine (fig. 34, 35, 36, 37 et 38), les intensités lumineuses représentant les optima d'éclairement varient aux différents stades du développement dans de très larges limites, depuis les éclairements très faibles jusqu'à l'éclairement solaire direct.

Chez la Saponaire, l'*Amarantus* et l'*Atriplex* (fig. 39, 40 et 42), les optima sont déjà groupés dans des limites plus étroites ; tous sont représentés, pendant toute la durée du développement des plantes, par des éclairements voisins de celui de la lumière solaire directe.

Enfin, chez le *Salsola* (fig. 41), les optima lumineux, ou plutôt les éclairements les plus favorables, sont presque tous représentés pendant toute la vie de la plante par la lumière solaire directe.

L'examen des groupes de courbes qui précèdent (fig. 34 à 42) permet donc de caractériser nettement toutes ces espèces au point de vue biologique ; le *Salsola* est une plante de vive lumière ; la Saponaire, l'*Amarantus* et l'*Atriplex* sont des espèces adaptées à un éclairement moins intense ; le Blé, la

Mercuriale, le Radis, le Pois et la Capucine, sont des plantes de lumière moyenne, préférant pendant une grande partie de leur développement la lumière solaire atténuée à la radiation directe.

Les résultats que j'ai obtenus par les cultures comparées, à divers éclairements, du *Teucrium Scorodonia* (fig. 33), montrent que cette espèce est une plante d'ombre.

L'étude comparative faite sur des plantes habituées à vivre à la lumière solaire directe ou faiblement atténuée, et sur des plantes d'ombre, montre que, vis-à-vis de la lumière, ces dernières se com-

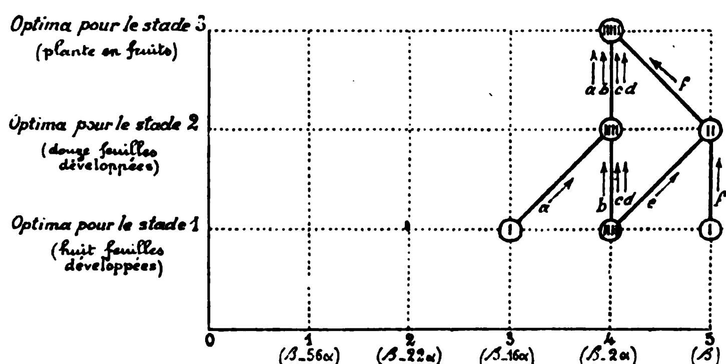


Fig. 42. — Tableau des courbes de variation des optima lumineux pour l'*Atriplex crassifolia*. — *a*, Variations de l'optimum lumineux pour la longueur des tiges ; *b*, variations de l'optimum lumineux pour la longueur des racines ; *c*, variations de l'optimum lumineux pour la longueur des feuilles ; *d*, variations de l'optimum lumineux pour la largeur des feuilles ; *e*, variations de l'optimum lumineux pour la production de la substance fraîche ; *f*, variations de l'optimum lumineux pour la production de la substance sèche.

portent pendant toute leur vie comme les premières pendant les premières phases de leur développement. La lumière solaire directe de nos régions exerce une influence retardatrice sur la croissance, pendant la totalité du développement des plantes qui sont adaptées à la vie à l'ombre, ainsi que pendant le début du développement des plantes qui vivent habituellement à la lumière directe. Elle représente, au contraire, l'éclairement le plus favorable pour la fin du développement de ces dernières espèces, ainsi que pour la totalité du développement des plantes habituées à vivre à une intensité lumineuse très forte (plantes du littoral).

En réalité, il y a lieu de penser que les courbes de variation des optima lumineux ne permettent pas toujours de caractériser l'espèce elle-même, au point de vue de la manière dont elle se

comporte vis-à-vis de la lumière, mais plutôt les individus d'une même station sur lesquels ont été récoltées les graines qui ont donné naissance aux plantes étudiées. Il est probable que les recherches entreprises sur les plantes d'une même espèce, mais dont les graines auraient été récoltées, d'une part sur un individu dont les ancêtres se seraient développés depuis de nombreuses années à la lumière solaire directe, et d'autre part sur une plante dont les ancêtres se seraient développés depuis longtemps à une lumière très atténuée, ne conduiraient pas aux mêmes résultats.

Adaptation des plantes a des éclairements différents. — *Toutes les espèces sur lesquelles ont porté mes expériences ne jouissent pas de la même facilité d'adaptation à des intensités lumineuses différentes de celles auxquelles elles sont habituées à vivre dans la nature.* C'est ainsi que la Saponaire et le *Salsola*, par exemple, ne se développent qu'à la lumière solaire directe ou faiblement atténuée (éclairements 3, 4 et 5); aux intensités lumineuses plus faibles, le développement de ces plantes cesse dès que les premières feuilles sont constituées. La Capucine fleurit et fructifie aux éclairements 2, 3, 4 et 5; enfin la Mercuriale se développe complètement aux intensités lumineuses 1, 2, 3, 4 et 5.

On voit donc *qu'en ne considérant que l'éclairement, parmi les agents qui règlent la répartition des végétaux, certaines espèces telles que la Mercuriale et le* Teucrium *dont le minimum et le maximum de lumière permettant le développement complet de la plante sont très éloignés l'un de l'autre, jouissent d'une faculté d'adaptatation beaucoup plus grande que la Saponaire et le* Salsola, *dont le minimum et le maximum d'éclairement sont beaucoup plus rapprochés.*

Nous avons vu qu'il existe, pour chaque espèce végétale, un optimum d'éclairement auquel correspond la plus grande production de substance sèche, et que cet optimum varie suivant le stade du développement. Une espèce donnée étant cultivée à des éclairements différents, 1, 2, 3, 4, 5, dont l'intensité croît de 1 vers 5, la production de substance sèche est très faible à

[illegible]ment 1, plus active en 2, plus active encore en 3, elle atteint son maximum en 4 par exemple, et redevient plus faible en 5, où elle se retrouve à peu près la même que chez les individus cultivés en 3. Si nous comparons les plantes cultivées en 3 [illegible] qui se sont développées en 5, nous serons donc en présence d'individus chez lesquels la production de substance sèche aura été la même, mais dans les premières développées [illegible] éclairement relativement faible, les feuilles et les parties [illegible] auront pris un grand développement, tandis que les [illegible] de réserve (tubercules, rhizomes, fruits, etc.) seront très réduits ; les secondes, développées à une forte intensité lumineuse, seront caractérisées, au contraire, par la réduction de l'appareil foliaire et des parties aériennes, ainsi que par un développement considérable des organes de réserve.

L'ensemble des faits mis en évidence dans ces recherches nous conduit donc à la conception suivante de l'action générale de la lumière sur le développement des plantes :

Les [illegible] lumineuses provoquent, chez les végétaux, l'accumulation de composés nutritifs carbonés dans les parties [illegible] par conséquent la formation des organes de [illegible] tubercules, fruits, etc. ; tandis que les [illegible] déterminent au contraire l'utilisation des [illegible] et provoquent par conséquent [illegible]

[illegible]

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE VI

Champ d'expérience dans lequel sont disposés les appareils construits pour l'étude de l'optimum lumineux.

1 et 1. Tentes	sous lesquelles	est obtenu l'éclairement	1	(β-56α).
2 et 2. —	—	—	2	(β-22α).
3 et 3. —	—	—	3	(β-16α).
4 et 4. —	—	—	4	(β-2α).

5. Région exposée à la lumière solaire directe, c'est-à-dire à l'éclairement 5. (β).

PLANCHE VII

(Dans les planches VII, VIII, IX et X, le chiffre placé à côté de chaque plante indique l'éclairement auquel la plante s'est développée.)

Influence de l'intensité lumineuse sur le développement du Triticum vulgare.

Stade I. — Plantes récoltées au moment où la première feuille est complètement développée.
Stade II. — Plantes récoltées au moment où cinq feuilles sont développées.
Stade III. — Plantes récoltées au moment de la floraison.
Stade IV. — Plantes récoltées au moment où les fruits sont mûrs.

PLANCHE VIII

Influence de l'intensité lumineuse sur le développement du Raphanus sativus.

Stade I. — Plantes récoltées au moment où les cotylédons sont complètement étalés.
Stade II. — Plantes récoltées au moment où quatre feuilles sont développées.
Stade III. — Plantes récoltées au début de la floraison.
Stade IV. — Plantes récoltées au moment où elles sont en pleine floraison.

PLANCHE IX

Influence de l'intensité lumineuse sur le développement du Pisum sativum.

Stade I. — Plantes récoltées au moment où les deux premières feuilles sont développées.
Stade II. — Plantes récoltées au moment où six feuilles sont développées.
Stade III. — Plantes récoltées au moment de la floraison.

PLANCHE X

S. — *Influence de l'intensité lumineuse sur le développement du* SALSOLA KALI.

Stade I. — Plantes récoltées au moment où quatre feuilles sont développées.
Stade II. — Plantes récoltées au moment où huit feuilles sont développées sur la tige principale.
Stade III. — Plantes récoltées au moment où seize feuilles sont développées sur la tige principale.
Stade IV. — Plantes récoltées au moment de la floraison.
Stade V. — Plantes récoltées au moment où elles commencent à se dessécher.

A. — *Influence de l'intensité lumineuse sur le développement de l'*ATRIPLEX CRASSIFOLIA.

Stade I. — Plantes récoltées au moment où les quatre premières feuilles sont développées.
Stade II. — Plantes récoltées au moment où douze feuilles sont développées sur la tige principale.
Stade III. — Plantes récoltées au moment où les fruits sont mûrs.

(*Les figures relatives à l'influence de l'intensité lumineuse sur le développement de la Mercuriale, du Radis* [*Stade V*], *du Pois* [*Stade IV*], *de la Capucine, de la Saponaire, de l'*Amarantus, *du* Solanum *et du* Teucrium, *sont insérées dans le texte*).

TABLE DES MATIÈRES

LES CLUSIACÉES DU NORD-OUEST DE MADAGASCAR

Par MM. H. JUMELLE et H. PERRIER de la BATHIE

Les Clusiacées que nous allons étudier ici appartiennent à cette région du versant occidental de Madagascar que nous avons déjà délimitée à plusieurs reprises dans des mémoires antérieurs (1). C'est la contrée qui correspond à l'Ambongo, au Boina et à la partie plus septentrionale comprise entre la [illegible] et Ambato.

Nous rappellerons d'ailleurs seulement les noms de deux *Symphonia* de cette contrée que nous avons déjà signalés ailleurs : le *Symphonia nectarifera* Jum. et Perr., qui, dans les bois secs du Manongarivo, croît jusqu'à 1200 mètres, et le *Symphonia clusioides* Bak., qui, dans le même massif, habite les mêmes bois, mais à des altitudes de 1400 à 1700 mètres (2).

Sauf un *Calophyllum* que nous décrirons en dernier, toutes nos plantes vont se rapporter aux quatre genres *Tsimatimia*, *Rheedia*, *Ochrocarpus* et *Garcinia* qui peuvent être rangés, quoiqu'on ne s'entende pas toujours sur la vraie place des *Ochrocarpus*, parmi les Garciniées. Le genre *Tsimatimia*, par lequel nous commencerons, est un genre nouveau ; nous allons exposer tout de suite les raisons pour lesquelles nous croyons devoir le créer.

(1) H. Jumelle et H. Perrier de la Bathie, [illegible] ... de Madagascar [illegible] ... Annales du Musée colonial de Marseille [illegible]
(2) [illegible]

H. Jumelle et H. Perrier de la Bathie [illegible] ... de Madagascar [illegible]

Tsimatimia Pervillei nom. nov.

Cet arbre, qui est un des *tsimatimanonta* des Sakalaves. est, selon nous — et d'après les échantillons que nous avons vus dans l'herbier du Muséum de Paris — le *Rheedia Pervillei* Pl. et Tr. (1), dont Vesque, dans sa *Monographie des Guttifères*, a fait plus tard un *Garcinia*. Mais les spécimens très incomplets qu'ont eus à leur disposition les botanistes précédents expliquent que ces auteurs n'aient pu se faire qu'une idée très vague d'une espèce qui précisément, en raison de son extrême polymorphisme, ne pouvait être bien étudiée qu'avec de très nombreux matériaux.

Planchon et Triana n'ont connu qu'une fleur femelle (ou pseudo-hermaphrodite), dont ils n'ont pu examiner que l'ovaire. Or ce qui, en faisant l'intérêt de notre *tsimatimanonta*, rend sa détermination particulièrement délicate, ce sont ses extraordinaires variations florales, telles que n'en présentent guère, d'ordinaire, que les espèces soumises depuis longtemps à la culture.

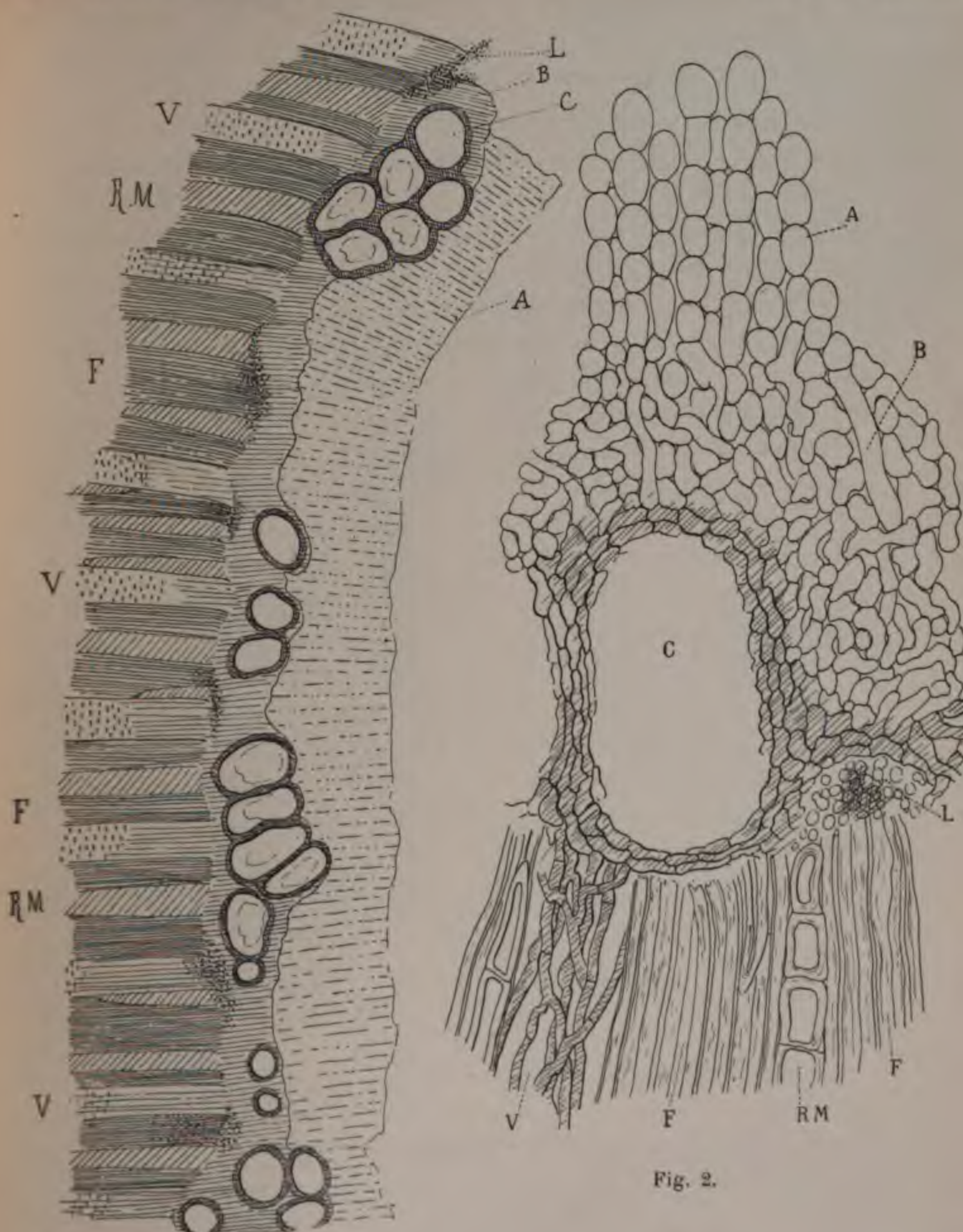
Non seulement les pièces périanthiques sont en nombre variable, mais encore elles peuvent, d'un verticille à l'autre, être reliées par des transitions si graduelles de forme et de couleur qu'il devient, par exemple, difficile d'indiquer quelles sont, vers l'extérieur ou vers l'intérieur, les limites du calice.

Vers l'extérieur, on ne peut pas immédiatement préciser parce que la fleur possède, au-dessous de son véritable calice, une sorte de calicule constitué par de petites bractées écailleuses dont quelques-unes, en se soudant, simulent parfaitement des sépales.

Vers l'intérieur, la difficulté résulte de ce que les pétales les plus externes sont verts comme les sépales, et que ceux-ci, d'autre part, sont souvent de dimensions inégales ; de telle sorte que le dernier sépale n'est pas très différent du premier pétale.

Et le nombre des pièces florales n'est pas un point de repère puisqu'il n'est pas toujours le même, pour le calice comme pour la corolle.

(1) Planchon et Triana : *Mémoire sur les Guttifères* (Annales des sciences naturelles ; 1860).



J. Beauverie ad nat. del.

Fig. 1. — Dessin demi-schématique d'une coupe longitudinale tangentielle de tige de Pêche passant par une galerie de Tomicus dispar occupée par le champignon Ambrosia.

A, cellules en chapelet de l'Ambrosia; B, stroma jaune brunâtre; C, conceptacles? entourés d'un zone de stroma encore plus compact et foncé que le précédent; L, cellules de levures pénétrar parfois dans les éléments du bois. Le bois est constitué par : des vaisseaux, V; des fibres, F; et de rayons médullaires, R M (à un ou deux rangs de cellules).

Fig. 2. — Portion grossie de la coupe représentée dans la figure précédente (Oc. c. 6, obj. im. 12 Zeiss avec réduction de 1/3).

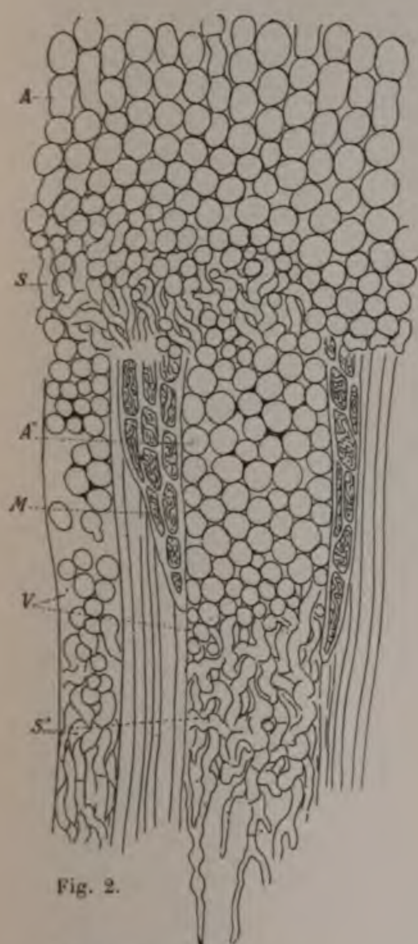


Fig. 2.

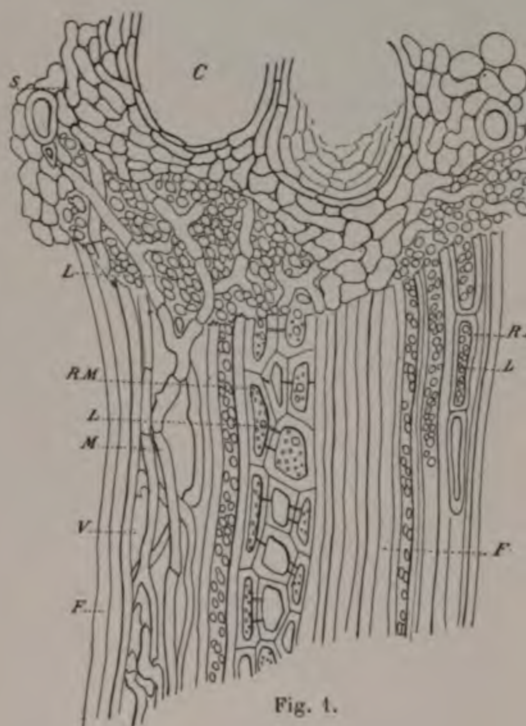


Fig. 1.

J. Beauverie ad nat. del.

Fig. 1. — Coupe longitudinale tangentielle d'une portion de bois de Pêcher traversée une galerie de Tomicus dispar. On voit de nombreuses cellules de levures situées au-dess du stroma, dans les cellules des rayons médullaires et même dans la cavité des fib (Oc. c. 6, obj. im. 1/12 Zeiss et réduction de 1/3).

Fig. 2. — Coupe longitudinale tangentielle du bois de Pêcher passant par une galerie Tomicus dispar. Les cellules arrondies de l'Ambrosia envahissent l'extrémité des vaisseau

A et A', cellules arrondies de l'Ambrosia; M, mycélium; S, stroma; V, vaisseaux; F, fibres; R. rayons médullaires. On remarque que dans les rayons de la figure 1 se trouvent des levure pas de kystes (Oc. c. 6, obj. im. 12 Zeiss et réduction de 1/3).

Fig. 1.

V F V K K' R M S G a

Fig. 2.

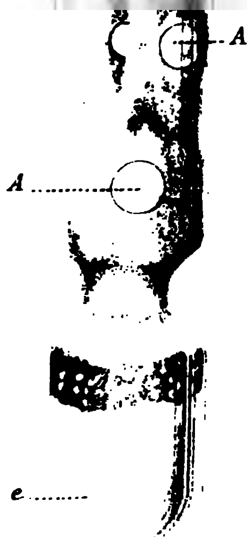
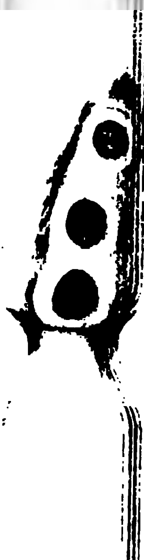


Fig. 3.





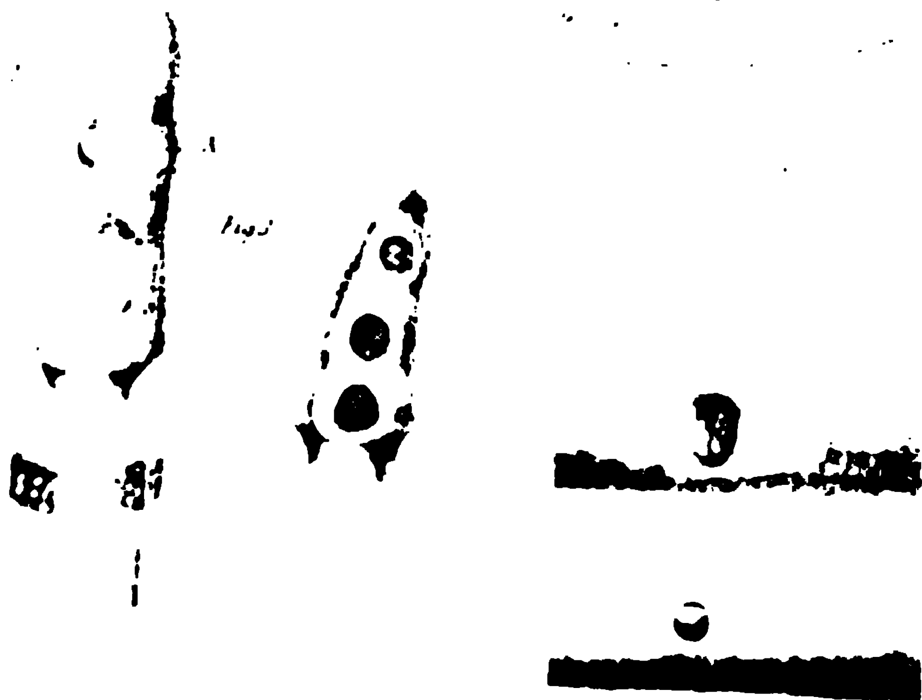


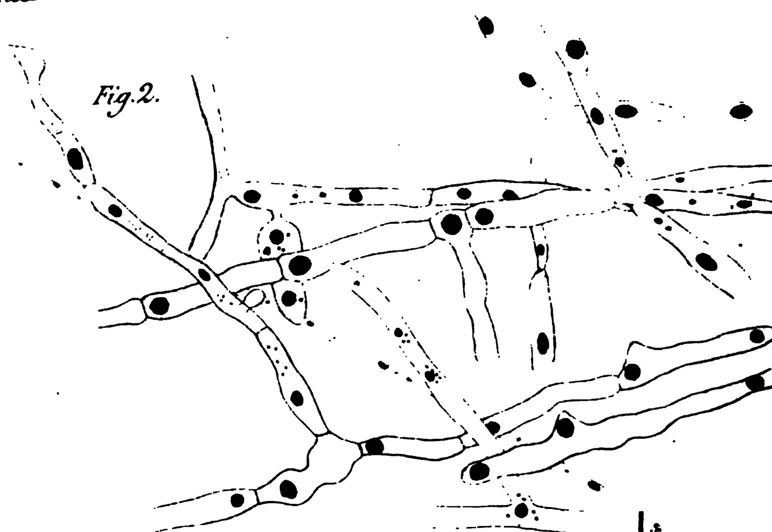


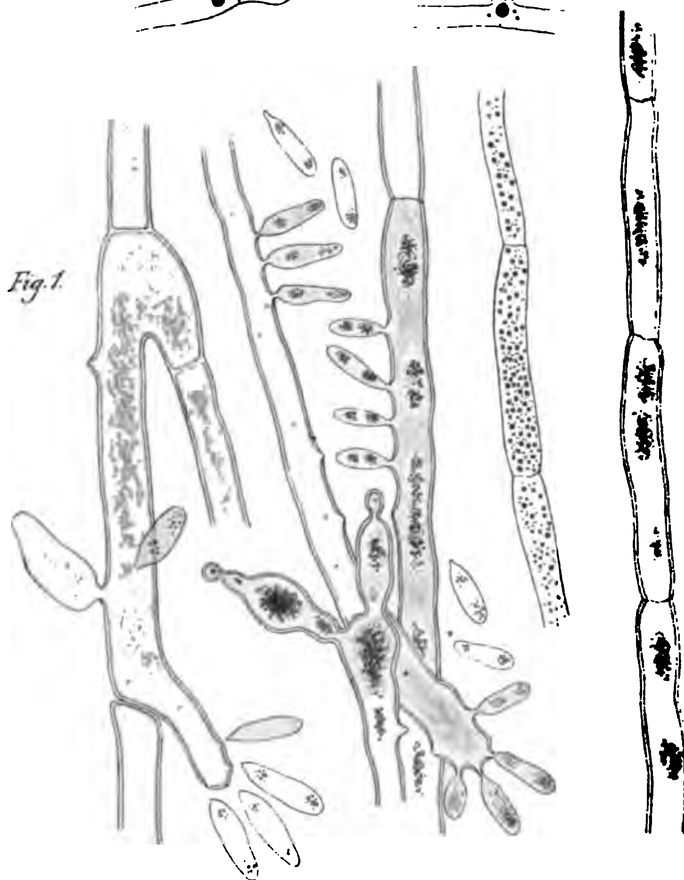
Beauverie ad. nat. del. Imp. L. Lafontaine d'Apreval.

Masson et Cie éditeurs



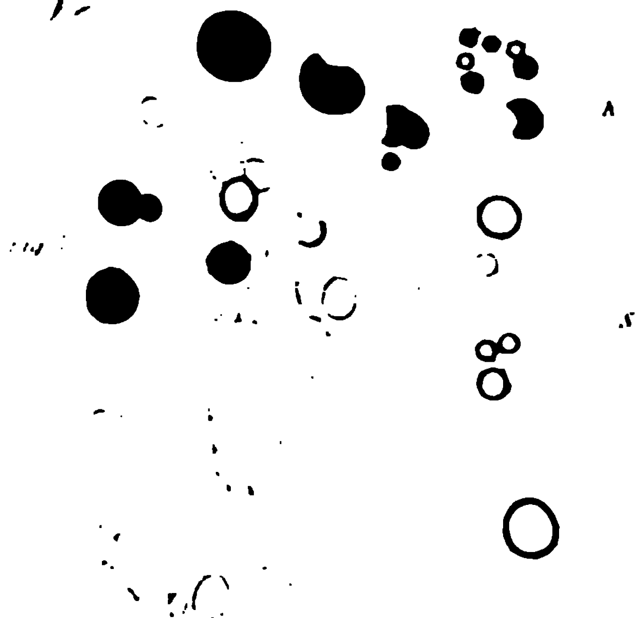






J. Beauverie ad. nat. del.



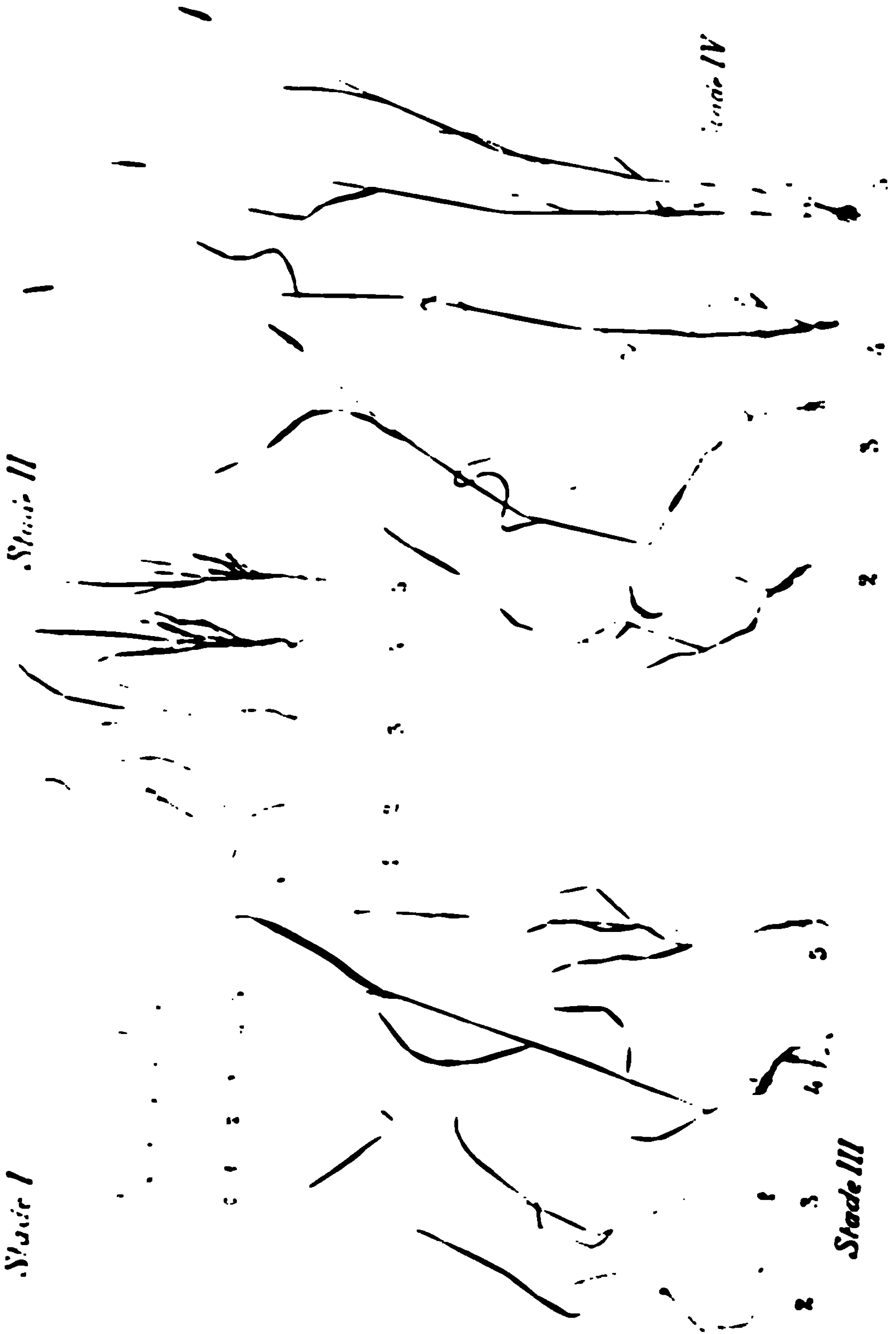




Imp. Berthaud.

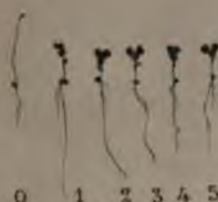
Dispositif employé pour l'étude de l'influence de l'éclairement sur le développement des végétaux.

Masson & Cie, Éditeurs.



Masson & Cie, Éditeurs

Stade I



Stade III





Stade II



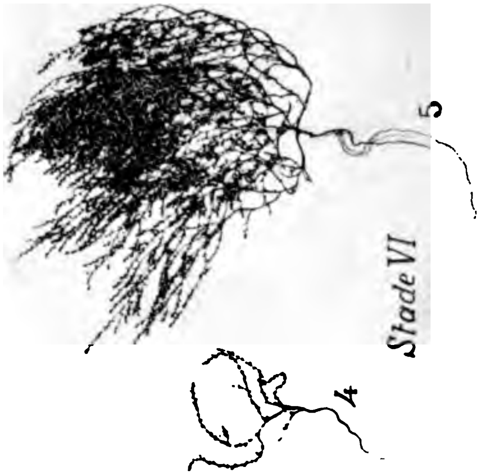
R. Combes, phot. Imp. Be

Pisum sativum.

Influence de l'intensité de l'éclairement sur le *Pisum sativum*, à trois stades successifs de son développement.

Masson & Cie, Éditeurs.

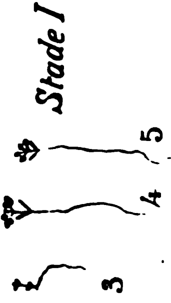












R. Combes, phot. Imp. Berthaud

Masson & Cie, Éditeurs.

Sur 91 fleurs mâles que nous avons analysées (1), nous en avons trouvé :

31	avec 2	sépales	et 5	pétales.	
19	—	2	—	et 7	—
15	—	2	—	et 6	—
10	—	3	—	et 5	—
8	—	3	—	et 6	—
3	—	2	—	et 8	—
2	—	3	—	et 7	—
2	—	4	—	et 5	—
1	—	4	—	et 7	—

Après les remarques que nous avons faites au préalable, on se demandera toutefois comment nous avons établi ces nombres des pièces du périanthe.

Comment avons-nous, tout d'abord, distingué les sépales et les petites bractées écailleuses du calicule ?

Dans certaines fleurs, cette distinction serait, à vrai dire, impossible. Là, en effet, il n'y a, au-dessous des deux sépales, que deux petites écailles assez larges, et qui sont en alternance avec les deux sépales. On pourrait donc parfaitement admettre que ces deux écailles sont deux premiers sépales, plus petits que les deux suivants. Nous aurions deux verticilles de 2 sépales.

Voici la réponse à cette objection.

1° Ces deux petites écailles ne diffèrent pas seulement des sépales par la forme, mais encore par la couleur et la consistance ; elles sont plus brunes et plus épaisses. En outre, elles sont presque toujours plus ou moins profondément bilobées.

2° On remarque très fréquemment, à côté de ces deux larges écailles bilobées, une troisième écaille plus petite, qui est de même couleur et de même consistance, et qui est située latéralement au-dessous de l'un des deux sépales, sans alternance régulière, par conséquent, avec ces sépales.

3° Non moins souvent, au lieu de ces trois écailles, dont deux bilobées, il y a soit une seule écaille bilobée et trois petites écailles, soit cinq petites écailles, dont aucune n'est bilobée.

(1) Les fleurs ainsi analysées étaient, soit des fleurs sèches, soit des fleurs conservées dans le formol.

que nous avons considérées comme pétales et qui serait revenue à sa vraie forme sépale, car, dans deux fleurs où il y avait ainsi 3 sépales, il restait néanmoins 7 pétales. De même, avec 4 sépales nets, nous avons trouvé une fois 7 pétales. Si l'on admettait que 2 sépales deviennent généralement pétaloïdes, il nous semble bien que l'on devrait, en ce cas, trouver deux pétales de moins à la corolle quand il y a manifestement 4 sépales.

En présence de toutes ces variations, il n'est que 2 hypothèses possibles :

Ou bien ce que nous croyons être une seule espèce correspond à plusieurs; ou bien il n'y a vraiment qu'une seule espèce, mais dont les fleurs ont l'inconstance de composition qu'on n'observe généralement que chez les espèces cultivées.

Ce qui pourrait évidemment donner quelque créance à la première de ces deux hypothèses et faire songer à la possibilité d'une pluralité spécifique, c'est le fait que, sur un même arbre, il y a souvent dans la structure florale une certaine uniformité. Presque toutes les fleurs d'un même pied auront, par exemple, soit 2 sépales et 5 pétales, soit 2 sépales et 7 pétales, etc. Ainsi sur un individu du Bemarivo nous comptons presque toujours 2 sépales et 7 pétales, les écailles faisant défaut; par contre, sur un individu de Maroaboala, nous trouvons généralement 3 sépales et 5 pétales, avec des écailles caliculaires. Mais qu'on remarque déjà que nous disons : « presque toujours » et « généralement ». Et il est, en effet, des exceptions. Sur le spécimen d'herbier du Bemarivo nous avons relevé aussi 2 sépales et 8 pétales; sur celui de Maroaboala, certaines fleurs ont 2 sépales et 5 pétales, et une a 3 sépales et 6 pétales. Sur des rameaux d'autres pieds, nous comptons, de manière analogue, sur un même individu 2 sépales et 8 pétales et 2 sépales et 6 pétales, et sur un autre 3 sépales et 5 pétales et 3 sépales et 6 pétales. Dans l'ensemble, il y aurait bien, d'autre part, si l'on tient compte du terrain, une coïncidence assez fréquente et curieuse. C'est sur les individus poussant sur les terrains primitifs gneissiques de l'intérieur — individus dont les feuilles sont généralement très grandes — que l'on compte le plus souvent un nombre de pétales supérieur à 5. Sur les individus croissant en sols gréseux, calcaires ou sablon-

neux, très fréquemment au contraire le nombre des pétales est de 5. Mais cette différence tient certainement bien uniquement à une végétation qui semble acquérir plus de vigueur sous l'influence des gneiss, puisque c'est seulement une différence de fréquence ; il est aussi des fleurs récoltées en terrains primitifs qui n'ont que 5 pétales, tandis que des fleurs des terrains liasiques ou crétacés en ont 6 ou 7 (beaucoup plus rarement 8 ou 9).

En définitive, nous avons, avec notre *Tsimatimia*, un nouvel exemple d'un cas qui, dans les pays chauds, est plus fréquent qu'on le suppose, et qu'on oublie trop souvent en créant des espèces d'après les seuls herbiers. Nous l'avons déjà dit plusieurs fois ailleurs, mais nous ne craignons pas de nous répéter. Les fleurs ou fruits d'un même pied seront plus ou moins semblables ; mais c'est d'un individu à l'autre qu'il y aura des variations. Si l'on admet que ces variations sont spécifiques, il faudra créer autant d'espèces que d'individus ; ce que fera peut-être le botaniste qui n'a à sa disposition que deux ou trois échantillons d'herbier, mais ce que ne fera sûrement pas, quelles que soient ses tendances jordaniennes, celui qui a sous les yeux 150 ou 200 arbres.

Pour notre Clusiacée, d'ailleurs, on voit que, même pour un seul pied, les caractères floraux que ce pied présente, et auxquels on pourrait attribuer une valeur spécifique, sont plutôt fréquents que constants. Au surplus, admettons cette constance sur quelques individus. Ce qui nous gênerait encore pour créer plusieurs espèces, c'est l'absolue ressemblance que, par leurs écailles, par la forme des sépales et par celle des pétales, par la disposition et la structure des étamines, par la forme et l'organisation du pistil, tous présentent avec d'autres pieds, dont ils ne diffèrent, en définitive, que par le nombre des pièces du périanthe. Et l'anomalie de ce nombre, dans quelques cas, empêche encore qu'on lui donne une trop grande importance. Notons aussi que tous ces arbres ont les mêmes fruits sphériques à surface lisse et que tout sécrètent la même gomme-résine jaune d'or.

Leurs feuilles enfin ont invariablement la même consistance coriace, avec un très court pétiole et des nervures secondaires

obliques très rapprochées, saillantes surtout sur la face supérieure. La forme et les dimensions du limbe sont bien, de nouveau, d'un caractère un peu variable, comme nous allons le dire plus loin, mais ces variations ne sont nullement en concordance avec les variations florales. Ainsi un pied dont les fleurs, par le nombre de leurs pièces, sont entièrement identiques à celles de l'individu de Maroboala a des feuilles allongées et étroites, et à sommet faiblement obtus, tandis que les feuilles de cet arbre de Maroaboala sont largement ovales et à sommet très arrondi. Nous citons cet exemple, entre plusieurs autres, parce qu'il correspond assez bien aux plus larges limites de polymorphisme foliaire que peuvent présenter nos *tsimatimanonta*. Du reste nous connaissons des variations de ces feuilles presque aussi grandes sur un seul et même pied.

Comprise comme nous venons de l'établir, l'espèce que nous étudions ici serait donc déjà partiellement caractérisée par ses fleurs mâles. Ces fleurs auraient normalement, selon nous, 5 petites bractées écailleuses formant un petit calicule irrégulier, 2 sépales parfois un peu concrescents à la base, et 5 pétales. Mais les bractées écailleuses peuvent avorter partiellement ou même totalement, ou, au contraire se souder entre elles; on a, dans ce dernier cas, soit une bractée bilobée et 2 ou 3 écailles simples, soit 2 bractées bilobées larges, alternes avec les sépales, soit ces 2 bractées, plus une petite écaille latérale. Au lieu de 2 sépales il y en a parfois — et surtout sur les terrains non gneissiques — 3 ou même 4. Dans la corolle, si le nombre 5 est le plus ordinaire, il y a cependant souvent aussi — et surtout sur les gneiss, mais néanmoins également sur les autres sols — 7 pétales, et quelquefois, quoique plus rarement, 6 ou 8 ou 9.

Les sépales, larges dès la base et arrondis au sommet, ont 5 à 6 millimètres de longueur sur 5 millimètres de largeur. Les pétales, très arrondis au sommet, sont à peu près aussi larges que longs ; les extérieurs ont de 8 à 10 millimètres dans les deux sens, les internes sont souvent un peu plus petits. Tout ce périanthe est glabre.

Au centre, de très nombreuses étamines, à filets libres, de 3 millimètres de hauteur environ, sont insérées sur le pourtour

d'une masse large et basse, qui est le disque sur lequel, dans les fleurs femelles, repose l'ovaire.

L'espèce est dioïque. Le même pied porte cependant aussi parfois, en même temps que les fleurs mâles, des fleurs femelles.

Ces fleurs femelles ont le même périanthe que les fleurs mâles ; mais au centre est un ovaire ovoïde, posé sur un coussinet discoïde qui est garni latéralement d'étamines stériles. L'ovaire, large à la base, se rétrécit vers le sommet, que surmonte immédiatement un stigmate en forme de champignon. Il y a souvent 5 loges uniovulées ; mais non rarement aussi le nombre de ces loges n'est plus que de 4, ou même de 3.

Toutes ces fleurs, mâles ou femelles, sont en glomérules axillaires ; elles sont presque sessiles ou brièvement pédicellées (1 centimètre au plus).

Les fruits mûrs sont des baies cortiquées, ovoïdes ou presque sphériques, de 4 centimètres environ de diamètre, à surface jaune et lisse, à pulpe blanche, acidule et comestible. Chacun contient 2, 3 ou 4 graines, rarement 5. Ces graines, à embryon macropode, ont environ 25 millimètres de longueur sur 15 millimètres de largeur ; leur tégument est mince et brun, marqué de stries longitudinales d'un jaune clair.

Nous avons déjà dit que les feuilles sont fortement coriaces ; elles sont très glabres, plus vertes en dessus qu'en dessous, ondulées sur les bords. Le pétiole est court ; il a ordinairement moins d'un centimètre et atteint difficilement 1cm,1/2, même chez les feuilles les plus grandes. Nous avons dit aussi que la nervure principale et les nervures secondaires sont saillantes sur les deux faces, mais plus sur la face supérieure que sur l'inférieure. Les nervures secondaires sont très nombreuses, obliques, très rapprochées ; les nervures d'ordres suivants forment dans leurs intervalles un réseau beaucoup moins visible, et qui ne devient un peu plus apparent que sur les très grandes feuilles. Le limbe est toujours vaguement ovale, à peu près constamment anguleux à la base, mais parfois arrondi ; son sommet est arrondi ou très aigu, même parfois un peu acuminé dans les très grandes feuilles. Il peut avoir, comme dimensions : 7 centim. sur 2cm,1/2 ; 9 centim. sur 4 ; 14 centim. sur 7 ; 15 centim. sur 4 ; 17 centim. sur 4cm,5 ; 10 centim. sur 4cm,5 ;

12 centim. sur 3; 25 à 28 centim. sur 11; 23 à 25 centim. sur 5; 25 centim. sur 12; 30 centim. sur 11; 35 centim. sur 11.

Dimensions et forme semblent, d'ailleurs, en rapport assez net avec le terrain.

Sur les terrains primitifs, dans les gorges humides et sombres, les limbes sont grands et larges; ils se rétrécissent sur les mêmes sols (20 cm., par exemple, sur $4^{cm},5$) dans les endroits plus ou moins ensoleillés et secs, comme il en est sur les bords de l'Anjobona.

Sur les grès liasiques, comme à Moroaboala, ces limbes sont un peu plus petits que les précédents, et étroits (14 à 15 centimètres, par exemple, sur $3^{cm},5$ à 4).

Sur les terrains calcaires comme sur le Tampoketsa, près de la Mahavavy, ils sont moyens et arrondis.

Sur les sables du littoral et de l'intérieur, comme dans le Bongo-Lava, à Ankarafantsika, à Madirovalo, ce sont généralement des formes petites et étroites.

A tous égards, notre *tsimatimanonta* avoisine les genres *Garcinia*, *Rheedia* et *Ochrocarpus*; il nous semble cependant impossible de le rattacher étroitement à l'un ou à l'autre.

Dans le genre *Garcinia* — qui a d'ordinaire 4 sépales et 4 pétales, ou 5 sépales et 5 pétales — il ne pourrait être rangé que dans la section *Paragarcinia*, où le calice est à 2 sépales comme chez les *Ochrocarpus*; mais ce calice ici n'est pas d'abord clos comme il l'est chez les *Paragarcinia*, puis surtout les étamines ne sont pas groupées en phalanges.

Les *Rheedia* ont 3 sépales et 4 pétales (jamais 5) et un ovaire à 1 à 3 loges.

Dans les *Ochrocarpus*, le calice est primitivement fermé et ne se divise qu'ultérieurement en 2 sépales, et il y a encore 4 pétales; l'ovaire enfin est à 2 ou 3 loges biovulées. Ou bien, s'il y a 4 ou 6 loges, c'est que de fausses cloisons sont apparues dans les loges primitives, entre les ovules.

Ainsi notre plante n'a pas le calice ordinaire des *Garcinia* ni l'androcée des *Garcinia* à 2 sépales; sa corolle, où le nombre des pétales, tout en étant variable, n'est jamais inférieur à 5, n'est ni celle d'un *Rheedia* ni celle d'un *Ochrocarpus*. L'ovaire,

qui a souvent 5 loges, n'est pas davantage celui de l'un ou de l'autre de ces deux derniers genres.

Voilà pourquoi nous croyons devoir admettre un nouveau genre *Tsimatimia*, qui se rapproche, au reste, beaucoup des *Rheedia*; et notre espèce sera le *Tsimatimia Pervillei*.

Le *Tsimatimia Pervillei* est un arbre de 10 à 15 mètres de hauteur. Son tronc, très droit, à écorce brunâtre presque lisse, peut atteindre, vers la base, un diamètre de 40 centimètres : les rameaux sont verticillés et étalés.

L'espèce se plaît dans les bois humides, au fond des gorges étroites et profondes : et elle est commune, en ces endroits, dans l'Ambongo et le Boina. On la trouve cependant aussi, comme nous l'avons vu, dans les endroits plus secs ; elle croît également sur les dunes basses du littoral. Nous avons déjà indiqué que sur ces sols sablonneux les feuilles sont plus petites ; les fruits grossissent aussi moins, tout en conservant leur forme et leur goût.

Dans l'Ambongo, nous connaissons le *Tsimatimia* sur les dunes des environs de Soalala et de Baly. Dans le Boina on peut le rencontrer : dans les ravins boisés du Kelifely, sur le plateau du Tampoketsa : dans ceux de Firingalava, sur le gneiss, entre Mevatanana et Andriba ; dans les vallées analogues de l'Anajandy, affluent de droite de la Sofia ; sur les bords du Jabohazo du Bemarivo (1), en terrain calcaire ; sur les rives du

(1) Il faut préciser qu'il s'agit du Jabohazo du Bemarivo, car ce terme de Jabohazo, comme beaucoup d'autres noms géographiques malgaches (Manongarivo, Bemarivo, Andranomafana, etc.), se retrouvent sur beaucoup de points très divers de Madagascar. Cette fréquence de dénominations identiques, qui frappe immédiatement lorsqu'on consulte une carte de l'île, est due à ce que toutes ces appellations ont une signification et désignent simplement une particularité quelconque du lieu. Tous les cours d'eau, fleuves ou rivières, sur lesquels les pirogues, par suite du peu de profondeur, naviguent avec peine sont dits « Bemarivo » (beaucoup d'endroits peu profonds). Toutes les sources bouillantes sont nommées « Andranomadavo » (à l'eau qui bout) ; toutes les sources chaudes sont désignées comme « Andranomafana » (à l'eau chaude) ; etc. « Jabohazo » signifie *tout boisé* (jabe, tout ; hazo, arbre) ; non pas que le pays soit couverts de forêts, mais parceque, sur les rives du cours d'eau ainsi appelé, le bois à brûler, pour faire des pirogues, etc.) est abondant. En fait, Jabohazo est le nom de toutes les rivières qui traversent les grandes causses de l'ouest et qui s'y sont creusé un lit profond et étroit ; abritées des feux de brousse, ces rivières sont à bords boisés, alors que le reste de la côte est dénudé. Il y a un Jabohazo qui traverse la causse d'Ankara et se jette dans la

Bemarivo et sur celles d'un de ses affluents de gauche, le Komajio ; puis aussi à Maroaboala, dans les bois caillouteux, à 60 mètres d'altitude ; et également à Amponbosihanaka, à Ampasimentera, à Andranofasy, etc.

Partout la sécrétion de ces arbres est jaune d'or ; à l'air toutefois elle brunit peu à peu. La substance récoltée depuis peu de temps a un peu la couleur de l'encaustique, qu'elle conserve intérieurement ; elle est sans odeur, un peu adhésive au doigt, et est cassante et friable, mais ne se pulvérise pas facilement à cause de sa consistance légèrement visqueuse.

C'est une gomme-résine, car l'eau en dissout 13 p. 100 environ, pendant que l'acétone en dissout 62 p. 100. Il s'en dissout, d'autre part, à peu près la même quantité dans le chloroforme, 54 à 55 p. 100 dans l'alcool absolu, 52 à 53 p. 100 dans le toluène et dans l'éther.

La gomme, au sortir de l'étuve, est sèche et très friable, jaune rougeâtre ; sa solution aqueuse est jaunâtre.

La résine, à l'étuve et dans les mêmes conditions que la gomme, est liquide et ne se solidifie que par refroidissement ; elle est rouge foncé, et ses solutions dans l'acétone, le chloroforme, la benzine, le toluène, l'alcool absolu sont rouge sang.

Tsimatimia pedicellata nov. sp.

Arbor, 1-2 m. alta ; foliis breviter petiolatis, ovatis, 6-7 cm. longis, 2-2cm,5 latis, apice acutis etiamque aliquid acuminatis. Flores masculi axillares, fasciculati, pedicellati (1cm,5) ; caliculi squamis 2 ; sepalis 2 ; petalis constanter 5 ; staminibus multis sub disco centrali insertis.

Cet arbre des terrains primitifs gneissiques des forêts de l'Ankaizina est encore un *tsimatimanonta* à gomme-résine jaune d'or ; et, par le nombre de ses pétales, différent de celui des sépales, il nous semble bien devoir être encore rangé dans notre genre *Tsimatimia*. Mais ici le nombre des pièces florales serait plus constant que chez le *Tsimatimia Perrillei*, car il y aurait assez régulièrement deux petites bractées, deux sépales beaucoup plus grands, et cinq pétales. Le périanthe serait donc

Betsiboka ; il y en a un autre — qui est celui dont nous parlons — qui traverse la causse d'Ankoala et se jette dans le Bemarivo.

plus souvent le périanthe typique, tel que nous l'avons admis pour le genre *Tsimatimia* ; et cette constance prouverait que nous avons eu raison d'admettre comme diagramme normal de l'espèce précédente celui que nous avons indiqué. Par ses feuilles, par l'ensemble floral, la plante serait d'ailleurs, en même temps, très voisine — si ce n'est le caractère important du nombre des pétales — des deux *Rheedia* suivants et peut certainement contribuer à nous faire rapprocher les deux genres.

Outre la plus grande régularité de la fleur, nous distinguons ce nouveau *Tsimatimia* du *Tsimatimia Pervillei* par la plus grande longueur (jusqu'à 2 cm.) de ses pédicelles très grêles, et aussi par ses feuilles plus petites, moins coriaces, plus acuminées, assez régulièrement ovales.

C'est un petit arbre ou un arbuste très rameux, de 5 à 12 mètres.

Les feuilles, qui sont persistantes, sont assez brièvement (5 à 7 millimètres) pétiolées; le limbe est ovale, de 6 à 7 cm. de longueur sur 2 cm. à 2^{cm},5 de largeur, aigu et même souvent un peu acuminé au sommet, très aigu à la base, vers le pétiole. La nervure principale est saillante sur les deux faces: les nervures secondaires, un peu obliques, sont très fines et très rapprochées, et dans leurs intervalles les nervures suivantes forment un réseau.

Les fleurs mâles — les seules que nous connaissions — et que nous avons dit déjà être longuement pédicellées, sont par groupes axillaires de 3 ou 4. Les 2 sépales sont arrondis, mais un peu plus larges (3^{mm}.5 dans la fleur ouverte) que longs (3 mm.). Les 5 pétales, de plus en plus grands et de plus en plus blancs de l'extérieur vers l'intérieur, sont aussi arrondis, mais plutôt plus longs que larges ; le plus externe a, par exemple, 5 millim. sur 4. Les étamines sont groupées en grand nombre autour d'une masse centrale large et aplatie qui est le disque, surmonté d'un rudiment d'ovaire; les filets ont 3 millim. environ et les anthères sont presque globuleuses.

Nous ne connaissons ni les fleurs femelles ni les fruits.

Rheedia calcicola nov. sp.

Arbor 4-5 m. alta; foliis ovatis, 8-20 cm. longis, 4-6 cm. latis. Flores axillares, solitarii vel fasciculati, pedicellati. Flos

masculus : sepalis 2 orbiculatis; petalis 4; staminibus multis circa discum insertis. Flos femineus : ovario ovoideo 4-loculari, stigmate fungiformi coronato. Fructus pedicellati, apice rostrati, 2-4 loculares. Calcicola.

C'est un troisième *tsimatimanonta* des Sakalaves, et c'est un petit arbre de 4 ou 5 mètres, à exsudation résineuse jaune d'or.

Les feuilles sont coriaces. Typiquement, elles sont très régulièrement ovales, mais leurs dimensions peuvent être très variables. Chez des individus de la Moyenne-Mahavavy, le pétiole a 1 centimètre environ et le limbe de 8 à 9 centimètres sur 4 centimètres à $4^{cm},5$. Mais dans le ravin d'Antsahobé, près d'Amboanio, dans la région de Majunga, les limbes, sur certains pieds, ont, par exemple, 20 centimètres sur 6, ou 18 centimètres sur 4, le pétiole ayant 1 centimètre à $1^{cm},5$. D'autre part, alors que généralement dans les formes régulièrement ovales il y a rétrécissement égal à la base et au sommet, qui est aigu sans être acuminé, il est possible aussi que sur certains limbes le rétrécissement soit plus accentué vers le pétiole qu'à l'extrémité opposée, et aussi que le sommet tende à s'arrondir. La nervure médiane n'est jamais saillante que sur la face inférieure; les nervures secondaires, fines mais bien visibles, sont nombreuses, rapprochées, obliques, plus ou moins rapidement ramifiées.

L'espèce est dioïque. Les fleurs sont axillaires, isolées ou par petits groupes, sur des pédicelles de 4 à 8 millimètres.

L'interprétation de la structure florale peut, de prime abord, quelque peu embarrasser. La fleur présente, en effet, extérieurement de 2 à 5 petites écailles coriaces, dont deux sont un peu plus grandes que les autres, et alternes avec les deux grands sépales qui viennent ensuite. Si ces deux écailles étaient déjà considérées comme des sépales, la plante serait un *Garcinia*; si, au contraire, on les considère comme des bractées, l'espèce est un *Rheedia*.

Il ne nous semble guère discutable que de ces deux hypothèses ce soit la seconde qu'il faille admettre. La structure et l'aspect des pièces douteuses sont la structure et l'aspect des autres écailles plus petites; puis ces pièces sont souvent bilobées. Il faut aussi remarquer par ailleurs que les feuilles de la plante,

sauf par leurs dimensions, rappellent extraordinairement celles du *Rheedia arenicola* que nous allons décrire plus loin. Notre espèce est donc certainement un *Rheedia*, qui serait spécial aux terrains calcaires et un peu humides, comme le *Rheedia arenicola* va être spécial aux sols sablonneux et secs.

Dans la fleur mâle, les deux vrais sépales sont arrondis, convexes extérieurement, de 5 à 6 millimètres de hauteur sur 5 millimètres de largeur. Les pétales ont la même forme que ces sépales, et ont 6 à 7 millimètres sur 6. Les nombreuses étamines sont à filets libres, de 3 à 4 millimètres de longueur à peu près, à anthères un peu oblongues, les deux loges s'ouvrant vers l'intérieur par une fente longitudinale. Toutes ces étamines sont groupées autour d'un rudiment d'ovaire, que coiffe un stigmate en forme de chapeau tronconique, marqué de nombreux plissements radiaux qui le font un peu irrégulièrement côtelé.

Dans la fleur femelle, l'ovaire, un peu plus long que large, est à quatre loges uniovulées; le stigmate est en forme de champignon à bord entier.

Les fruits, un peu plus petits que ceux du *Tsimatimia Pervillei*, sont de forme générale un peu variable, car ils peuvent être plus ou moins arrondis, ou bien s'atténuer vers le pédicelle, pendant qu'ils s'élargissent au sommet; mais leurs caractères constants sont : 1° leur pédicelle assez long (1 centim.) et mince; 2° la présence à leur sommet, d'une sorte de prolongement en rostre cylindrique, plus ou moins long et épais et plus ou moins brusque, terminé par un stigmate discoïde entier, sensiblement de même largeur que le diamètre de ce rostre. A l'intérieur de ces fruits charnus sont deux, trois ou quatre loges contenant chacune une graine à embryon macropode.

L'arbre a été vu tout d'abord par l'un de nous, en 1904, dans la Moyenne-Mahavavy, dans le Tampoketsa, en sol jurassique calcaire, sur le bord des ruisseaux; mais nous le connaissons encore aujourd'hui dans les terrains crétacés des environs de Majunga, et nous l'avons cité notamment plus haut dans le ravin d'Antsahobé.

Rheedia arenicola nov. sp.

Arbor 3-8 m. alta; foliis coriaceis, supra præsertim nitidis, ovatis, apice acutis vel rotundatis, parvis (4-5 cm. longis, 2 cm. latis). Flores masculi axillares, solitarii vel fasciculati, pedicellati albi; caliculi bracteis nullis; sepalis 2 ovatis, basi latis; petalis 4, basi attenuatis, apice rotundatis; staminibus numerosis circa discum insertis. Arenicola.

Cette espèce, dans le Boina et l'Ambongo, se plait essentiellement dans les bois sablonneux très secs, tandis que la précédente habite, nous le savons, les terrains calcaires un peu humides. Elle donne la même gomme-résine jaune d'or que tous les *tsimatimanonta* que nous venons de décrire.

C'est un arbre de 3 à 8 mètres de hauteur, à rameaux verticillés, étalés. Ses feuilles, plus petites, plus brillantes que celles du *Rheedia calcicola*, ne permettent déjà pas de le confondre avec cet autre représentant du genre. Le pétiole a 6 à 7 millimètres; le limbe, brillant surtout sur la face supérieure, est ovale, long de 4 centimètres à $5^{cm},5$, large de 2 centimètres au plus, un peu rétréci vers le pétiole, anguleux ou arrondi au sommet. La nervure médiane est plus saillante sur la face supérieure que sur l'inférieure; les nervures secondaires, un peu obliques, sont nombreuses, rapprochées, bien visibles, quoique fines.

Les fleurs — dont nous ne connaissons que les mâles — sont axillaires, isolées ou par petites cymes pauciflores, nettement pédicellées (6 à 9 millimètres); elles sont blanches. Les deux sépales sont ovales, arrondis au sommet, mais larges presque dès la base; ils ont 3 millimètres à $3^{mm},5$ de longueur sur $2^{mm},5$ à 3 millimètres de largeur. Les quatre pétales sont ovales, rétrécis vers la base, arrondis au sommet, vers lequel ils ont leur largeur maxima; ils ont environ $5^{mm},5$ de longueur sur $4^{mm},5$ de largeur. Les étamines, à anthères elliptiques, sont très nombreuses, à filets libres (2 millimètres environ), insérés autour d'un disque central très réduit.

Les fruits — que nous ne possédons pas en herbier — ressembleraient à ceux du *Tsimatimia Pervillei*, mais seraient plus petits.

Nous connaissons la plante, dans le stat déjà indiqué, au

sommet des collines de la région de Madirovalo, dans le Boina, et près de Manongarivo, dans l'Ambongo. Elle croît aussi dans les bois sablonneux secs du Bongo-Lava.

Ochrocarpus angustifolius Pl. et Tr.

Dans le Manongarivo comme dans l'Ankaizina c'est encore un des *tsimatimanonta* des indigènes.

Planchon et Triana n'ont décrit de cette espèce que les feuilles, car le spécimen qu'ils ont examiné ne portait qu'un bouton floral terminal, qu'ils n'ont pu analyser. Nous ne sommes pas mieux renseignés par Vesque, qui a simplement — il le dit lui-même — recopié la courte description des deux botanistes précédents, ainsi que la remarque dont ils l'ont fait suivre : « Évidemment du même genre que l'*Ochrocarpus sessiliflorus* (*Mammea sessiliflora*), bien que nous n'en ayons pu analyser l'unique bouton. Le facies, la réticulation des feuilles, leurs points translucides et l'apparence du bouton justifient cette détermination générique. »

Malgré la difficulté d'établir une comparaison dans ces conditions, nous ne doutons pas que, avec ses feuilles allongées et étroites, à nervation réticulée et à nombreux points translucides, le *tsimatimanonta* récolté en fleurs par l'un de nous dans le Manongarivo appartienne à cette espèce, telle que nous l'avons vue représentée dans l'herbier du Muséum de Paris ; et nous pouvons donc donner les caractères, qui sont encore pour la plupart inconnus, de cet *Ochrocarpus angustifolius*.

C'est un arbre de 6 à 12 mètres de hauteur, à feuilles persistantes.

Les rameaux sont verruqueux ; les feuilles sont brièvement (2 à 4 millimètres) pétiolées. Le limbe est étroit, oblong, de 7 à 12 centimètres de longueur sur $1^{cm},5$ à $2^{cm},5$ de largeur, un peu rétréci vers la base, qui toutefois est ordinairement obtuse, rétréci aussi vers le sommet, qui est anguleux, ou quelquefois arrondi. Les nervures secondaires sont faiblement visibles ; les nervures d'ordres suivants s'anastomosent ; et dans les mailles ainsi formées sont les points translucides que nous avons déjà signalés et que forment, par transparence, les poches secrétrices.

L'espèce est dioïque.

Les fleurs sont ordinairement axillaires. Dans les échantillons que nous avons examinés, les fleurs femelles sont isolées, et les fleurs mâles, légèrement plus petites, sont isolées ou par groupes de 2 à 4. Toutes sont assez longuement pédicellées (10 à 15 millimètres).

Dans la fleur mâle, le calice, d'abord clos, se divise ensuite en deux sépales orbiculaires, de 7 à 8 millimètres de longueur sur une largeur à peu près égale, convexes extérieurement, et munis d'une toute petite pointe au sommet. Les pétales, au nombre de 4, plus rarement de 5, sont blancs quand la fleur est fraîche, un peu ovales, et ont 10 millimètres environ sur 8. Le centre est occupé par de très nombreuses étamines, dont les filets, de $3^{mm},5$ de longueur à peu près, sont libres et surmontés d'anthères oblongues, un peu plus larges au sommet qu'à la base.

Dans la fleur femelle, l'ovaire est subglobuleux, se retrécissant toutefois un peu vers le sommet, où est un court style, avec deux lobes stigmatiques redressés. Ces lobes s'élargissent de la base vers le sommet, qui est arrondi et à bords irrégulièrement dentelés.

Dans les bois du Manongarivo, l'espèce croît sur les bords des torrents, sur les grès et les schites liasiques. Sa résine, d'abord blanche, brunit ensuite.

On la retrouve sur les gneiss dans les bois du mont Tsitondraina; les feuilles, là, sont un peu plus grandes et ont, par exemple, parfois 15 à 20 centimètres de longueur sur 4 à 6 centimètres de largeur. L'arbre a 15 à 20 mètres et est à écorce noirâtre et à bois blanc. Les fruits vus par l'un de nous étaient ou sphériques ou ovoïdes et, dans ce dernier cas, avaient 35 à 40 millimètres de longueur sur 30 à 35 millimètres de largeur; ils étaient charnus, indéhiscents et portés sur des pédicelles de 15 à 20 millimètres. La résine était jaune d'or.

Appelé *tsimatimanonta* dans cette région, l'arbre porte le même nom dans l'Ankaizina. Sur les gneiss de cet Ankaizina, au bord des torrents, les pieds vus par l'un de nous n'étaient que des arbustes de 4 ou 5 mètres, très rameux. Les feuilles étaient, par contre, plus grandes encore que sur le Tsitondraina;

Atlas des plantes de Madagascar : les feuilles représentées dans cet Atlas sont à sommet plus arrondi que les nôtres, qui ont leur extrémité supérieure plus anguleuse et même légèrement et obtusément acuminée. D'autre part, les fleurs, dans la plante représentée par Baillon, sont groupées en cymes terminales (alors, il est vrai, que Planchon et Triana les disent axillaires) ; enfin les anthères sont indiquées comme discoïdes, et le stigmate serait à quatre lobes. Dans notre plante, les fleurs sont axillaires, les anthères sont allongées, et il n'y a que deux grands lobes stigmatiques. Pour éviter une confusion fâcheuse, nous appliquerons donc à une nouvelle espèce les renseignements que nous pouvons fournir sur notre *Ochrocarpus*, qui est un arbre croissant sur le basalte dans les bois du Manongarivo, vers 1600 mètres d'altitude.

Cet arbre, haut de 6 à 12 mètres, est très rameux, et ses branches sont subverticillées, comme celles du *Tsimatimia Pervillei*. Le tronc excrète une subtance résineuse blanc jaunâtre, qui brunit ensuite peu à peu.

Les feuilles sont persistantes, sombres, très coriaces. Leur pétiole est court (9 à 12 millimètres), épais (4 millimètres). Le limbe a de 13 à 18 centimètres de longueur sur 5 à 6 centimètres de largeur ; il est surtout large dans sa moitié supérieure, dont le sommet s'arrondit ou est anguleux, avec, ou non, un petit acumen obtus ; la moitié inférieure se rétrécit graduellement vers le pétiole. Ce limbe est donc oblong-cunéiforme. La nervure principale est un peu saillante sur la face inférieure ; les nervures secondaires, nombreuses, sont moins marquées, mais néanmoins bien visibles, et elles sont faiblement obliques par rapport à cette nervure principale. Elles se bifurquent plus ou moins loin des bords, les extrémités des bifurcations s'unissant en une nervure presque marginale. Dans les mailles que forment les nervures suivantes on aperçoit çà et là, par transparence, aux endroits moins épaissis, quelques ponctuations jaunâtres.

Toutes les fleurs que nous avons vues — et qui sont isolées sur les rameaux dont les feuilles sont tombées — sont hermaphrodites. Les boutons, très régulièrement ovoïdes, ont une couleur rouge-sang. Cette couleur est celle du calice, qui, complètement clos à ce moment, se déchire plus tard en deux sépales très

épais, coriaces, ovales, aigus, bombés extérieurement, de 17 millimètres de longueur sur 13 millimètres de largeur. Les quatre pétales sont plus minces et blancs, oblongs-elliptiques, obtus, de 16 à 17 millimètres sur 8 ou 9. Le premier est recouvrant, deux autres sont mi-partie recouverts et mi-partie recouvrants; le quatrième est recouvert, .

Mais, vers le haut, tous ces pétales se tordent en s'échancrant un peu latéralement et en se recouvrant alternativement. Les étamines, nombreuses, sont libres et à filets inégaux; mais les plus longues mêmes sont plus courtes que l'ovaire. Les anthères, allongées, sont retrécies vers la base et tronquées au sommet; leurs loges polliniques sont à peu près parallèles. L'ovaire est à deux loges biovulées ou à quatre loges uniovulées; il est légèrement ovoïde. Dans les fleurs sèches, ses parois sont marquées longitudinalement de cannelures irrégulières, correspondant aux empreintes laissées à sa surface par les étamines; dans la partie qui dépasse les extrémités de toutes ces étamines, la paroi paraît plus épaisse et simule ainsi une calotte à bords laciniés qui coifferait toute cette région. Au sommet même, et recouvrant donc en partie cette calotte apparente, sont deux lamelles stigmatiques semi-orbiculaires, dont les bords externes sont irrégulièrement lobés-ondulés, pendant que les bords internes se rapprochent étroitement, en donnant à l'ensemble la forme d'un cône terminal, assez large et obtus.

Garcinia ochrocarpoides nov. sp.

Paragarcinia. Arbor 5-12 m. alta; foliis longe petiolatis (1^{cm},5 — 2 cm.); limbo oblongo-ovato, 10-18 cm. longo, 4-7 cm. lato, apice acuto vel rotundato, basi petiolum versus longe attenuatâ. Flores feminei fasciculati, axillares vel terminales; alabastris non apiculatis; calyce diphyllo, primum clauso, mox in 2 valvas rotundas aperto; 4 petalis sepalis fere similibus, 2 interioribus attamen paulo brevioribus; ovario 4-loculari, stigmate crasso sessili umbonato coronato.

Malgré le calice clos de ses boutons floraux, qui, à première vue, pourrait la faire rattacher au genre *Ochrocarpus*, cette plante nous semble plutôt devoir être rangée dans la section *Paragarcinia*.

Créée par Baillon dans le genre *Ochrocarpus* pour l'espèce *Ochrocarpus decipiens*, cette section fut transportée par Vesque dans le genre *Garcinia*, lorsque ce dernier botaniste eut découvert — ou cru découvrir, car ce serait l'*Ochrocarpus multiflorus* Hoffm. — son *Garcinia disepala*, qui, selon lui, ne peut être considéré que comme un *Garcinia* et cependant, d'autre part, ne peut être séparé génériquement de l'*Ochrocarpus decipiens*. Vesque dit, d'ailleurs, à ce sujet : « M. Baillon était à peu près obligé de faire de l'espèce *Ochrocarpus decipiens* un *Ochrocarpus*, mais la découverte du *Garcinia disepala* établit un lien étroit entre elle et les vrai *Garcinia*. C'est pourquoi j'ai transporté toute la section *Paragarcinia* de M. Baillon dans le genre *Garcinia*. Il n'est que juste de reconnaître que M. Baillon a prévu un tel changement. »

C'est surtout le groupement des étamines en phalanges autour d'un rudiment de pistil qui justifie pour Baillon, puis pour Vesque la création de la section *Paragarcinia*. Or nous ne possédons malheureusement pas les fleurs mâles de la plante que nous décrivons ici, mais nous remarquons que, dans les fleurs femelles, les très courtes étamines qui entourent la base de l'ovaire ne sont pas régulièrement réparties, mais sont réunies par petits groupes ; la nervation des limbes, non nettement reticulée, étant plutôt, en même temps, celle des *Garcinia* que des *Ochrocarpus*, nous admettons donc que nous sommes en présence d'un nouveau représentant de ces *Paragarcinia*, que nous nommerons le *Paragarcinia ochrocarpoides*. Et ce serait la quatrième espèce connue dans la section, car Drake del Castillo a encore décrit un *Garcinia comorensis*, voisin du *Garcinia disepala*.

Dans le massif du Manongarivo, notre *Garcinia ochrocarpoides* croît sur le gneiss, dans les bois du versant du Sambirano.

C'est un arbre de 5 à 12 mètres, à écorce brunâtre, à bois blanc, à feuilles persistantes. Sa substance résineuse (1), d'abord blanche, puis rougeâtre, est peu abondante.

(1) Il est bien probable que c'est une gomme-résine. Toutefois, comme nous n'avons pu examiner que le produit du *Tsimatimia Pervillei*, nous nous servons, pour tous les *Garcinia* et *Ochrocarpus* décrits ici, du terme de « substance résineuse », sans préciser davantage.

Les feuilles sont à peu près celles du *Garcinia comorensis* Dr. Rougeâtres lorsqu'elles sont jeunes, comme les feuilles de presque toutes les Clusiacées du nord-ouest, elles sont, à l'état adulte, assez longuement pétiolées (1^{cm},5 à 2 centimètres). Leur limbe est ovale-oblong, de 10 à 18 centimètres de longueur sur 4 à 7 centimètres de largeur ; il est aigu, et même légèrement acuminé, ou, au contraire, arrondi au sommet, et s'atténue longuement à la base vers le pétiole. Les nervures secondaires, très nombreuses, et plus ou moins obliques par rapport à la nervure principale, sont fines, et néanmoins bien visibles sur les deux faces.

L'espèce est dioïque.

Les fleurs femelles — les seules que nous connaissions — sont en petites cymes courtes, axillaires ou terminales. Les boutons sont globuleux, mais non apiculés comme ceux du *Garcinia comorensis* et du *Garcinia disepala* ; ils sont beaucoup plus petits que ceux du *Garcinia comorensis* que nous avons vus dans l'herbier du Muséum de Paris. Le pédoncule principal de la cyme est court ; les pédicelles ont 5 millimètres environ ; les bractées sont longues et étroites, aiguës.

Le calice, d'abord clos, se déchire ensuite en deux sépales arrondis, convexes extérieurement, de 3 à 4 millimètres. Les 4 pétales, dont les deux externes sont recouvrants et les deux internes recouverts, sont sensiblement de même forme. Les deux externes ont, en outre, à peu près les mêmes dimensions ; les deux internes sont légèrement plus petits ; tous sont longitudinalement veinés. L'ovaire est globuleux, ou un peu plus large que haut, à quatre loges uniovulées, et est coiffé d'un stigmate fungiforme.

Garcinia verrucosa nov. sp.

Arbor 5-20 m. alta ; foliis crassis, petiolatis (1^{cm},5 2-cm.) ; limbo 10-13 cm. longo, 4^{cm},5-10 cm. lato, ovato-oblongo, vel elliptico ; apice basique æqualiter angulosis, vel apice rotundato. Flores fasciculati ; 4 sepalis orbicularibus, 3-4 mm. longis latisque ; 4 petalis similibus, 7 mm. longis et latis ; staminibus 4-delphis ; disco centrali 4-lobo, ruminato. Fructus inæqualiter verrucosi.

Ce *tsimatimanonta* a le port des *Tsimatimia*. Sur le calcaire,

dans la Moyenne-Mahavavy, il a 5 à 6 mètres, mais sur les gneiss de l'Ankaizina, sur les bords des torrents, il atteint 15 à 20 mètres.

Ses feuilles sont coriaces, très régulièrement ovales-oblongues ou elliptiques, arrondies ou anguleuses au sommet, plus ou moins anguleuses à la base ; celles qui sont ovales-oblongues ont la base et le sommet absolument semblables. Le pétiole a de $1^{cm},5$ à 2 centimètres de longueur; le limbe a de 10 à 22 centimètres de longueur sur $4^{cm},5$ à 10 centimètres de largeur. La nervure médiane seule est saillante ; les nervures secondaires, nombreuses sans être très rapprochées, un peu obliques, arquées aux extrémités, sont bien visibles, mais fines.

Les fleurs sont par groupes d'une dizaine, axillaires et brièvement pédonculées dans les fleurs mâles, les seules que nous connaissions. Les quatre sépales sont orbiculaires, convexes extérieurement, souvent un peu inégaux, de 3 à 4 millimètres de longueur, sur une largeur à peu près égale ou légèrement plus grande. Les quatre pétales sont également arrondis, de 7 millimètres environ de longueur et de largeur. Les étamines, à anthères plus ou moins sphériques, sont groupées, par 16 à 20, en quatre faisceaux à filets soudés, de 5 millimètres environ de hauteur. Avec ces quatre faisceaux alternent quatre glandes aplaties, de 2 millimètres à peu près de hauteur, à surface fortement ruminée.

Ces quatre grosses glandes du disque central rapprocheraient notres espèce des *Xanthochymus*, mais sa tétramérie l'éloigne d'autre part de cette section.

Les fruits — dont l'un de nous a noté sur place les principaux caractères — ont 7 à 8 centimètres de longueur sur 9 à 10 centimètres de largeur ; ils sont un peu rétrécis vers le sommet et à base tronquée; enfin ils présentent quatre ou cinq grosses côtes irrégulières. Toute la surface est couverte de gros mamelons irréguliers arrondis.

L'exsudation résineuse est ordinairement jaune citron, puis brunâtre. Nous connaissons l'arbre sur les gneiss de l'Ankaizina, et aussi sur le calcaire dans la Moyenne-Mahavavy ; elle est généralement dans les gorges humides, au bords des torrents.

D'après les feuilles, il nous semble bien que c'est ce même

arbre que l'un de nous a retrouvé sur les gneiss, dans le Sambirano, à 600 mètres d'altitude. La résine serait parfois jaune d'or comme celle de la plupart des *tsimatimanonta*.

Garcinia crassiflora nov. sp.

Arbor 10-12 m. alta; foliis breviter petiolatis (5-6 mm.), non crassis; limbo ovato, basi et apice attenuatis, apice plus minus acuminato, 5-11 cm. longo, 2-3 cm. lato. Flores masculi solitarii, terminales; 4 sepalis crassis, margine attamen tenui et albidâ; 4 petalis fere similibus sed adhuc crassioribus; staminum filamentis in columnam quadrangulam coalitis.

Cette espèce est un arbre de 10 à 12 mètres de hauteur, dont la substance résineuse, blanc jaunâtre quand elle est fluide, devient jaune d'or en se solidifiant.

Les feuilles, qui sont persistantes, sont opposées, minces, à pétiole court, à limbe ovale, rétréci aux deux extrémités, plus ou moins acuminé au sommet.

Dans les échantillons que nous possédons en herbier, ces feuilles sont plus grandes et plus minces sur les spécimens provenant des gneiss que sur ceux qui ont été recueillis sur les grès et schistes liasiques. Dans les premiers, le pétiole a 5 ou 6 millimètres, et le limbe 5 cm. à 6^{cm},5 sur 2 centimètres à 2^{cm},5; dans les seconds, le pétiole a encore 5 ou 6 millimètres, mais le limbe, qui est en outre plus acuminé au sommet, a 7 à 11 centimètres sur 2^{cm},5 à 3 centimètres. Les plus grands limbes sont souvent plus larges dans le tiers inférieur que dans le tiers supérieur, mais ce caractère ne se retrouve pas sur les plus petites feuilles des mêmes pieds, qui sont plus régulièrement ovales et ressemblent absolument aux feuilles des individus croissant sur le lias.

La plante est dioïque.

Les fleurs mâles sont isolées et terminales, généralement sur de courts rameaux; leurs pédicelles, assez épais, ont 5 à 6 millimètres de longueur.

Des quatre sépales, deux sont recouvrants et deux recouverts; tous sont arrondis, de 6 à 8 millimètres de longueur et de largeur, bombés extérieurement, épais et verts, leur bord toutefois — du moins à sec — étant aminci et blanchâtre.

Les pétales ont la même forme générale et à peu près les mêmes dimensions, mais sont encore plus épais, et d'un blanc pur quand la fleur est fraîche. Généralement, l'un est recouvrant, deux sont mi-partie recouverts et mi-partie recouvrants, et le quatrième est recouvert.

Les nombreux filets staminaux sont soudés en une colonne à quatre angles ; vu d'en haut, l'androcée est à contour carré, avec ses côtés un peu concaves. Les anthères qui garnissent tout le sommet bombé de cette colonne sont, par suite de leur compression réciproque, de forme vaguement pyramidale triangulaire, les loges polliniques étant tournées vers l'intérieur.

Nous ne connaissons pas les fleurs femelles et nous ne possédons pas malheureusement en herbier les fruits, qui ont été égarés. C'est de mémoire que l'un de nous croit pouvoir dire qu'ils sont charnus (avec une pulpe farineuse), plus larges que hauts (6 centimètres sur 4), très déprimés au sommet, où est un court acumen, à cinq loges, et déhiscents en cinq valves.

Les deux derniers caractères (nombre de loges et déhiscence) sont surtout intéressants, puisque la fleur, par ses autres verticilles, est tétramère et que, d'autre part, les fruits des *Garcinia* sont ordinairement indéhiscents.

Nous regrettons d'autant plus de ne plus posséder ces fruits, et de ne pouvoir dès lors insister sur les particularités qu'ils semblent offrir. Nous ne voulons même pas, d'ailleurs, pour l'instant, comprendre leur description dans la diagnose de l'espèce.

L'arbre croît dans les bois, sur les deux terrains (lias et gneiss) que nous avons signalés plus haut, dans le Manongarivo et le Sambirano.

Garcinia asterandra nov. sp.

Arbor 10-15 m. alta; foliis crassis, breviter petiolatis (7-9 mm.); limbo ovato vel obovato, 3-5 cm. longo, 1cm,5-3cm,5 lato, nonnunquam fere æqualiter ovato, basi acuto, apice, semper attamen obtuso, angulato, interdum basi attenuatissimo, apice rotundissimo. Flores masculi solitarii ; sepalis 4, exterioribus minoribus; petalis 4 ovatis, crassis ; staminum filamentis in columnam quadrilobatam coalitis.

C'est un arbre de 10 à 15 mètres, dont la substance résineuse est jaune d'or.

Les feuilles sont persistantes, coriaces, ovales ou obovales, de 3 à 5 centimètres de longueur sur $1^{cm},5$ à $3^{cm},5$ de largeur. Le pétiole est court (7 à 9 millimètres), épais. Le limbe est parfois presque régulièrement ovale, aigu à la base et anguleux au sommet, qui toutefois reste obtus ; d'autres fois, l'atténuation vers le pétiole, à la base, est plus grande, tandis que le sommet, au contraire, s'arrondit presque, et la forme générale devient un peu spatulée. Entre ces deux termes extrêmes il y a évidemment tous les intermédiaires, et parfois sur le même rameau.

L'espèce est dioïque.

Les fleurs mâles sont solitaires sur le vieux bois ; elles sont à pédoncules courts. Les quatre sépales sont en croix, orbiculaires, concaves intérieurement et carénés sur le dos. Les deux premiers, opposés, sont nettement plus petits que les deux autres, tout en étant, en outre, un peu inégaux entre eux ; l'un a 7 millimètres de longueur et de largeur, et l'autre 8 millimètres. Les deux plus grands, plus concaves et plus carénés que les précédents, ont l'un 11 millimètres dans les deux sens, et l'autre 13 millimètres. Tous sont épais et jaunâtres.

Les quatre pétales sont arrondis au sommet, comme les sépales, mais ils sont plus ovales, car ils sont plus longs (13 millimètres) que larges (9 à 10 millimètres) ; puis ils sont tous égaux et plans. Ils sont épais et blancs.

Les étamines, très nombreuses, sont toutes soudées par leurs filets en un corps central, sur lequel quatre ailes longitudinales déterminent quatre angles bien nets ; ce qui donne à la masse générale vue d'en haut la forme d'une étoile à quatre branches qui serait couverte d'anthères.

L'arbre, dans le massif du Manongarivo, croît dans les bois un peu humides, sur les grès liasiques, vers 1400 mètres d'altitude.

Calophyllum recedens nov. sp.

Arbor 25-30 m. alta; foliis petiolatis (1 cm.-1^cm,5), crassis, glabris, nitidis ; limbo æqualiter ovato, 6-9 cm. longo, 2 cm.-

3cm,5 lato, basi acuto, apice acuto etiamque obtuse acuminato, lineato-nervoso. Racemi axillares, folio breviores; flores longe (10-15 mm.) pedicellati, albi; sepalis 2 exterioribus leviter crassis, apice rotundis, 5-6 mm. longis latisque; 2 interioribus petalis fere similibus, oblongis, obtusis, 10 mm. longis, 5 mm. latis; petalis 6, oblongis, apice obtusis vel nonnunquam leviter angulatis; staminum filamentis liberis; ovario glabro, ovoideo. Drupa ovoidea, 3cm,5 longa, 2cm,5-3cm. lata, abrupte et breviter apice attenuata.

Ce *Calophyllum* — que nous ne pouvons identifier à aucune des huit espèces du genre actuellement connues à Madagacar — est un grand arbre de 25 à 30 mètres de hauteur, qui sécrète une substance résineuse jaune, odorante.

Ses feuilles, nettement pétiolées (1 centimètre à 1cm,5) sont entièrement glabres, persistantes et coriaces. Le limbe. lorsqu'il est frais, est un peu plissé en gouttière, mais verdâtre ou vert en dessus, plus clair en dessous; en herbier, il est brunâtre ou vert, brillant. Il est régulièrement ovale et a de 6 à 9 centimètres de longueur sur 2 centimètres à 3cm,5 de largeur; il est anguleux à la base et aigu, ou même obtusément acuminé, au sommet. La nervure médiane est seule saillante, et l'est surtout sur la face inférieure; les nervures secondaires sont, comme chez les autres *Calophyllum*, fines, innombrables, rapprochées, complètement enfouies dans le tissu mou.

Les inflorescences sont des grappes axillaires, situées vers les extrémités des rameaux. Sur l'axe principal, les fleurs sont plus ou moins opposées, espacées (3 à 10 millimètres), longuement pédicellées (10 à 15 millimètres). Chaque inflorescence est un peu plus courte que sa feuille axillante. Les fleurs sont blanches; les anthères seules sont jaunes.

Les deux sépales extérieurs sont très différents des deux internes, qui ressemblent beaucoup aux pétales. Ces deux sépales extérieurs sont un peu coriaces, arrondis, de 5 à 6 millimètres de longueur sur une largeur égale. Les deux internes sont plus mous, oblongs, obtus, et ont 10 millimètres environ sur 5. Il y a généralement 6 pétales, qui sont oblongs, de même longueur à peu près que les deux sépales internes, obtus ou arrondis ou quelquefois un peu anguleux au sommet.

Les étamines sont à filets libres et grêles, de 3mm,5 en

moyenne ; les anthères sont elliptiques (1 millimètre environ sur $0^{mm},600$).

L'ovaire, glabre, est à une loge uniovulée ; il est ovoïde (2 millimètres de longueur), atténué aux deux extrémités ; le style a 5 millimètres de longueur environ et se termine en stigmate légèrement dilaté, tronqué comme celui du *Calophyllum Inophyllum.*

Les fruits sont des drupes pendantes, ovoïdes de $3^{cm},5$ environ de longueur sur $2^{cm},5$ à 3 centimètres d'épaisseur, brusquement rétrécies, tout à fait au sommet, en pointe courte et obtuse. Le péricarpe, jaune orange, est un peu charnu, à saveur de térébenthine ; il est mangé par les lémuriens.

La floraison a lieu en septembre et octobre ; c'est exceptionnellement et anormalement qu'on l'observe en janvier.

Tandis que le *Calophyllum Inophyllum* est plutôt, en tous pays, un arbre du littoral, notre espèce, à Madagascar, est au contraire plutôt un arbre de l'intérieur, car il est surtout fréquent sur les terrains primitifs. Nous le connaissons, par exemple : dans le Haut-Bemarivo ; à Firingalava, entre Mevatanana et Andriba ; sur les rives du Kimangora, affluent de droite de la Mahajamba. A Morataitra, cependant, au-dessus du confluent de la Betsiboka et de l'Ikopa, il est en terrain jurassique ; au Nord, dans la vallée de l'Ifasy, il est sur les schistes permiens. Dans cette dernière localité, il croît dans les bois secs ; mais, plus généralement, il avoisine les bords des cours d'eau.

Résumé

Si nous laissons à part le *Calophyllum recedens*, qui fait partie, parmi les Clusiacées, d'un tout autre groupe que les *Tsimatimia*, *Rheedia*, *Ochrocarpus* et *Garcinia*, nous pouvons, dans le tableau suivant, indiquer quelques-uns des caractères qui peuvent permettre de distinguer les diverses espèces que nous venons d'étudier.

- 2 sépales (4, 5 pétales, ou plus).
  - Sépales toujours distincts.
    - 5 pétales ou plus.
      - 5 pétales ou plus. Feuilles polymorphes, coriaces, souvent grandes.................................... *Tsimatimia Pervillei.*
      - 5 pétales. Feuilles ovales, acuminées, minces, 7-8 centimètres au plus. Pédicelles floraux longs et grêles ... *Tsimatimia pedicellata.*
    - 4 pétales.
      - Limbe ayant au moins 6 centimètres sur 4............ *Rheedia calcicola.*
      - Limbe ayant au plus 5 centimètres sur 2.............. *Rheedia arenicola.*
  - Sépales d'abord soudés (4 pétales).
    - Étamines libres.
      - Lobes stigmatiques redressés Limbe nettement ponctué. *Ochrocarpus angustifolius.*
      - Lobes stigmatiques rabattus. Ponctuations peu visibles.
        - Pétales orbiculaires; limbe oblong-elliptique ou ovale...................... *Ochrocarpus eugenioides.*
        - Pétales elliptiques; limbe oblong-cunéiforme............................ *Ochrocarpus sanguineus.*
    - Étamines soudées en cinq faisceaux.......................... *Garcinia ochrocarpoides.*
- 4 sépales (4 pétales)..
  - Étamines en quatre faisceaux.............................. *Garcinia verrucosa.*
  - Étamines soudées en une colonne centrale........................
    - à 4 angles légèrement marqués........ *Garcinia crassiflora.*
    - à 4 angles saillants.................. *Garcinia asterandra.*

Beaucoup de ces espèces (*Tsimatimia Pervillei ; Tsimatimia pedicellata ; Rheedia calcicola ; Rheedia arenicola ; Ochocarpus angustifolius ; Garcinia ochrocarpoides ; Garcinia verrucosa*), sinon toutes, sont appelées *tsimatimanonta* par les Sakalaves. Cette dénomination commune résulte de leur grande similitude de port ; on a pu remarquer aussi que la plupart sécrètent une substance résineuse qui a la même couleur jaune d'or que la gomme-résine du *Tsimatimia Pervillei*, et qui est probablement toujours voisine, par sa composition, de cette gomme-résine.

OBSERVATIONS ANATOMIQUES

SUR LES

CLUSIACÉES DU NORD-OUEST DE MADAGASCAR

(INFLUENCE DU MILIEU SUR LES VARIATIONS DE LEUR APPAREIL SÉCRÉTEUR)

Par H. JACOB de CORDEMOY

INTRODUCTION

L'organisation des Clusiacées est dominée par un caractère d'une constance remarquable : c'est l'existence, dans la structure de leur système végétatif, d'organes de sécrétion gommo-résineuse toujours bien différenciés, et, par suite, généralement faciles à observer. Toutes les plantes de cette famille possèdent, en effet, dans la racine, la tige, la feuille, la fleur, et aussi dans le fruit et la graine, un appareil de sécrétion constitué par des canaux sécréteurs ou des poches sécrétrices. Et comme, dans les divers genres de Clusiacées, cet appareil sécréteur offre une disposition particulière, ce caractère anatomique a pu être utilisé autant pour différencier ces genres que pour les grouper d'après leurs affinités naturelles.

Ce sont surtout les variations de cet appareil de sécrétion, sous l'action de certaines conditions de milieu, chez des espèces de Clusiacées presque toutes nouvelles et appartenant à la flore d'une région très restreinte, que je me propose de faire connaître. Aussi, sans prétendre faire l'historique de toutes les recherches concernant l'anatomie comparée des plantes de cette famille, je me bornerai à rappeler les principaux tra-

vaux sur l'appareil sécréteur des Clusiacées, qui doivent nécessairement servir de base à toutes recherches nouvelles.

Trécul (1), en 1866, publia le premier travail de quelque étendue sur cette question. Il décrivit les organes sécréteur de la tige et de la feuille de quelques *Clusia*, *Rheedia*, *Xanthochymus*, *Calophyllum* et *Mammea*.

Mais c'est surtout aux deux importants Mémoires de M. Van Tieghem (2) qu'il faut se reporter pour trouver les données les plus précises et les plus complètes sur l'appareil de sécrétion des Clusiacées. L'auteur y étudie celui-ci dans la racine, la tige, la feuille, et même quelques embryons.

En ce qui concerne la tige, qui va nous intéresser tout particulièrement, M. Van Tieghem signale quelques variations se manifestant à l'intérieur des faisceaux libéroligneux : non pas dans le bois qui est entièrement dépourvu de canaux sécréteurs, mais dans le liber où on observe, suivant les genres, trois manières d'être différentes. Et ceci lui permet de faire de ces genres trois groupes : 1° ceux dont le liber, primaire ou secondaire, est entièrement dénué de canaux (*Clusia*, *Arrudea*, *Tovomita*, *Havetiopsis*, *Pilosperma*, *Pentadesma*, *Œdematopus*, etc.); 2° ceux dont le liber primaire est encore dépourvu de canaux, mais chez lesquels il s'en forme plus tard dans le liber secondaire de la tige, les faisceaux de la feuille demeurant alors privés de canaux (*Mesua*, *Havetia*, *Garcinia*, *Xanthochymus*, *Rheedia*, *Calophyllum*, *Symphonia*) ; 3° enfin ceux dont les canaux apparaissent dès le liber primaire, pour se multiplier ensuite dans le liber secondaire, les faisceaux de la feuille en renfermant alors, tout aussi bien que ceux de la tige (*Mammea*, *Ochrocarpus*).

Nous avons tenu à reproduire intégralement ce passage, car nous aurons à en faire état, lorsque nous exposerons les variations que nous avons nous-même observées dans quelques genres appartenant aux deux derniers groupes.

Ses recherches sur les canaux sécréteurs ont, en outre, amené

(1) A. Trécul. *Des vaisseaux propres dans les Clusiacées* (Ann. sc. nat. Bot., 5e série, t. V, p. 368, et t. VI, p. 52).

(2) Ph. Van Tieghem. *Premier Mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes* (An. sc. nat. Bot. 5e série, t. XVI, 1872, p. 96); et *Second Mémoire* (Ibid. 7e série, t. I, 1885, p. 5).

M. Van T[illegible] and
des [illegible]
que le [illegible] os-
Hooker [illegible] sci-
Mam[illegible] cis.
raison [illegible] l'on
commun[illegible] ure.
A [illegible] uste
des [illegible]
tom[illegible] mpa-
ait cru [illegible] ient.
Och[illegible] écol-
genre [illegible] et les
ensuite [illegible] éts.
lées. [illegible] es ;
qu'il [illegible]
comme [illegible] oter
les [illegible] lieu
Vesque [illegible] un
dans [illegible]
cées. [illegible] ns
le milieu [illegible] ti-
sous l'a[illegible] au
lumière. [illegible] nt
se produisen[illegible] e.
mêmes tiss[illegible] lie
l'expérien[illegible] es.
et de les [illegible]
du milieu [illegible] ales.
gnose des [illegible] nous
observé. [illegible] ercher
relatives [illegible] dymor-
lation [illegible] des con-
dérivent [illegible] pondantes
telles [illegible]
la feuil[illegible] geait de l'exa-
d'une [illegible] tait dans
(1 [illegible] eur, aussi

raient difficilement et pourraient amener des confusions ou des distinctions injustifiées, si l'on n'avait soin de faire au préalable l'étude anatomique de la tige.

Il faut en conclure que l'examen systématique de la structure de la feuille, tel que l'a pratiqué Vesque, est utile, nécessaire, mais n'est pas suffisant pour établir exactement les affinités de ces plantes, et, par suite, leur classification rationnelle.

Ajoutons que dans un travail tout récent, M. G. Brandza (1) a, par l'étude détaillée des embryons et des plantules de germination, donné une nouvelle et intéressante démonstration des affinités réelles entre les genres de Clusiacées, telles qu'elles avaient d'ailleurs été, pour la plupart, établies précédemment par l'anatomie de l'appareil végétatif.

Enfin, dans son ouvrage sur l'Anatomie systématique des Dicotylédones, M. Solereder (2) résume les travaux antérieurs concernant les Clusiacées et fournit un bon aperçu général de la structure des plantes de cette famille ; mais il n'y ajoute aucune donnée nouvelle (3).

Les Clusiacées qui ont servi à nos recherches anatomiques font l'objet d'une étude descriptive que MM. H. Jumelle et H. Perrier de la Bathie publient dans ce Recueil même. Mon travail de morphologie interne n'est que la suite, le complément du Mémoire de ces deux auteurs. Je les remercie vivement d'avoir bien voulu me confier les précieux matériaux dont ils disposaient.

Ces plantes, appartenant pour la plupart, comme nous l'avons dit, à des espèces nouvelles, ont été recueillies, dans la région nord-ouest de Madagascar, par M. Perrier de la Bathie, avec une sagacité et un soin auxquels nous tenons d'autant plus

(1) Georges Brandza. *Recherches anatomiques sur la germination des Hypéricacées et des Guttifères* (An. sc. nat, Bot., 9e série, t. VIII, 1908, p. 222).

(2) Hans Solereder. *Systematische Anatomie der Dycotyledonen* (trad. anglaise, Oxford, 1908. Vol. I).

(3) On ne peut que mentionner le travail de M. Stepowski (*Vergl. anatom. Untersuchung. über die oberirdisch. vegetationsorgane des Burseraceæ, Dipterocarpeæ und Guttiferæ*, etc. Inaug. Dis. Bern. 1905) où il étudie sommairement la tige et la feuille de quelques Clusiacées communes (*Calophyllum Inophyllum*, *Mesua ferrea*, etc.), sans augmenter d'aucun fait nouveau l'ensemble des connaissances déjà acquises sur l'anatomie de cette famille.

à rendre hommage que nous en avons tiré le plus grand profit.

Il est, sans doute, assez rare, en effet, que l'anatomiste possède, sur les plantes exotiques qu'il soumet à l'étude, des renseignements d'ordre biologique aussi nombreux et aussi précis. Et pourtant ces documents sont absolument nécessaires si l'on veut interpréter sainement les faits et particularités de structure, et, d'une manière générale, si l'on veut apprécier à leur juste valeur les caractères révélés par l'anatomie.

Ces Clusiacées de Madagascar étaient presque toutes accompagnées de notes indiquant, outre les localités d'où elles provenaient, la nature exacte des terrains sur lesquels elles avaient été récoltées. On y trouvait, de plus, des indications concernant les diverses conditions du milieu où elles poussaient : bois ou forêts, bords des torrents ou plateaux ; stations humides ou sèches ; altitude.

Toutes ces espèces n'avaient pu nécessairement s'adapter indistinctement à des conditions aussi variées de sol et de milieu extérieur. Quelques-unes étaient notées comme habitant un même terrain, mais dans des stations diverses ; deux *Symphonia* notamment étaient dans ce cas : ils se trouvaient cantonnés dans un territoire de même constitution géologique, mais à des altitudes différentes, en localités sèches. D'autres se tenaient tout au plus sur deux sortes de terrain. Mais une autre, particulièrement intéressante à cet égard, le *Tsimatimia Pervillei* Jum. et Perr., paraissait tout à fait indifférente ; elle fut rencontrée et recueillie sur des terrains très divers, terrains primitifs ou sédimentaires, et dans les stations les plus variées.

Il en est résulté tout d'abord, pour certaines de ces plantes, un polymorphisme remarquable, dont nous n'avons pas à nous occuper spécialement. Cependant il y avait lieu de rechercher si à ce polymorphisme extérieur correspondait un égal polymorphisme interne, ou, en d'autres termes, si la diversité des conditions d'habitat entraînait des modifications correspondantes dans la structure anatomique de ces végétaux.

Le fait essentiel, frappant, qui dès l'abord se dégageait de l'examen comparé de l'anatomie de ces Clusiacées, consistait dans les variations considérables qu'offrait l'appareil sécréteur, aussi

bien dans la tige que dans la feuille, les seules parties de la plante que nous ayons eues à notre disposition.

Parmi les espèces d'un même genre ou les formes d'une même espèce, on constatait tantôt un très grand développement, surtout numérique, de l'appareil de sécrétion, tantôt, au contraire, une réduction frappante, un réel appauvrissement de l'ensemble des organes sécréteurs; et nous avons même vu, chez un *Ochrocarpus*, cette réduction amener la disparition d'une disposition caractéristique du genre, puisqu'il y avait absence de canaux sécréteurs dans le liber primaire, aussi bien dans la tige que dans la feuille.

Entre ces deux états extrêmes s'observaient un certain nombre de cas intermédiaires.

Quelle était la cause de ces variations? Ces plantes, nous le savions, étaient soumises, pendant la vie, à des conditions de milieu très diverses; elles étaient exposées à l'influence — mais à des degrés très variables — de la lumière, de l'humidité ou de la sécheresse, de la chaleur ; et surtout elles avaient subi l'action de terrains de nature et de composition très différentes.

Quelle était, parmi ces conditions, celle à laquelle était dévolu le rôle prédominant, sinon exclusif, dans la production des variations offertes par l'appareil sécréteur ? Pour résoudre ce problème, nous ne pouvions que comparer nos propres observations avec les données fournies par les divers travaux concernant l'influence du milieu sur les plantes.

Dans cet ordre d'idées, il faut citer tout d'abord le travail de M. Dufour (1), relatif à l'influence de l'intensité lumineuse, principalement sur la structure des feuilles. En ce qui touche l'appareil sécréteur, étudié dans la tige et la feuille de quelques espèces (*Pinus Pinaster*, *Boltonia glastifolia*, *Solidago canadensis*), cet auteur trouve, après expériences, que l'appareil de sécrétion présente un degré de développement « un peu différent » suivant l'intensité de l'éclairement. Pour lui, cette différence existe ; mais elle « n'est pas considérable » . Elle est légère au point de vue du nombre, mais un peu plus appréciable au point de vue du diamètre des organes sécréteurs. En somme, la con-

(1) L. Dufour. *Influence de la lumière sur la forme et la structure des feuilles* (Ann. sc. nat. Bot., 7e série, t. V, 1887, p. 311).

clusion est que au soleil les canaux sont un peu plus grands qu'à l'ombre, dans une même plante.

Or, les variations constatées chez nos Clusiacées portent surtout sur le *nombre des organes sécréteurs* : augmentation considérable de ce nombre chez les unes, réduction plus ou moins grande chez les autres. Il nous paraît donc que l'influence de l'intensité lumineuse doit être éliminée.

Mais l'action de l'état hygrométrique de l'air et de l'humidité du sol ne serait-elle pas plus active comme cause de variations de l'appareil sécréteur? Cette action possible a été envisagée par M. Maheu (1) dans ses recherches sur la flore cavernicole, souterraine. Il a comparé des plantes de même espèce poussant les unes à l'orifice des souterrains (grottes, gouffres et cavernes), à la lumière et à l'humidité normale, et les autres au fond des mêmes souterrains, où l'éclairement est faible et l'humidité toujours plus grande, parfois excessive. Dans ces conditions, l'appareil de sécrétion interne demeure à peu près fixe ; les canaux sécréteurs ne présentent aucune variation. Il faut remarquer que ces souterrains étant creusés dans des couches bien définies au point de vue minéralogique (calcaires, schistes), la nature du terrain, pour chacun d'eux, reste la même dans toute son étendue.

Nous devons donc rejeter à la fois toutes les conditions relatives à l'intensité lumineuse et à l'état d'humidité ou de sécheresse, du moins en ce qui concerne les modifications de l'appareil sécréteur de nos Clusiacées. Mais nous verrons leur influence se manifester dans d'autres caractères anatomiques.

Du reste, nous avons observé des variations de même ordre et de même sens dans l'appareil de sécrétion d'espèces qui avaient poussé dans des conditions tout à fait différentes : les unes en forêts humides, les autres, au contraire, en territoire sec et ensoleillé.

D'après certains faits, sur lesquels nous aurons l'occasion de revenir, l'altitude nous a paru exercer une certaine influence sur la sécrétion résineuse. L'activité de celle-ci serait inversement proportionnelle à l'altitude. Mais, d'autre part, chez

(1) J. Maheu, *Contribution à l'étude de la flore souterraine de France*. Thèse de la Faculté des sciences de Paris, 1906.

toute une série de formes de la zone basse de la région considérée, provenant, par conséquent, à peu de chose près, de la même altitude, mais de terrains divers, le développement de l'appareil sécréteur offrait des degrés très variables.

Enfin, l'une des espèces étudiées, le *Tsimatimia Pervillei*, étant dioïque, nous avons examiné des rameaux et des feuilles recueillis, d'une part sur un pied à fleurs mâles, et d'autre part sur un pied femelle, mais poussant tous deux sur un terrain de même nature. Partout nous avons constaté, dans l'appareil sécréteur, un égal développement et des caractères semblables. L'influence du sexe, chez les espèces dioïques, paraît donc nulle.

Nous sommes, en définitive, amené, par tout un ensemble de faits concordants, à conclure que l'action du terrain est la cause essentielle des variations observées dans l'appareil sécréteur de nos Clusiacées. Précisant plus encore, nous dirons : les variations que nous constatons dans la disposition et le nombre des organes de sécrétion de ces plantes, et qui se manifestent entre les espèces d'un même genre ou parmi les formes d'une même espèce, dépendent de la nature et de la composition du sol.

Dès lors, nos Clusiacées doivent naturellement être réparties en deux groupes :

1° Les *formes des terrains primitifs*, et, en particulier, du gneiss, car le gneiss nous paraît avoir une action toujours très marquée sur l'appareil sécréteur ; mais les schistes cristallins ont une influence presque égale. Dans cette première série de formes, l'appareil de sécrétion acquiert constamment un développement relativement considérable. La disposition caractéristique de cet appareil dans les divers genres n'est pas modifiée ; mais dans les régions anatomiques de la tige et de la feuille, où sa présence est normale, les organes qui le constituent se multiplient beaucoup ; et, généralement, en même temps que leur nombre est augmenté, leur diamètre s'élargit.

2° Les *formes des terrains sédimentaires*, et, en particulier, des calcaires et des grès, car l'influence de ces roches est toujours très accentuée ; mais les terrains sablonneux, caillouteux, les dunes, moins bien définis minéralogiquement, ont une action plus

ou moins équivalente. Dans ce second groupe de formes, l'appareil sécréteur subit une réduction qui, comparativement à ce qui a lieu dans la série précédente, est plus ou moins grande, mais toujours aisément appréciable. Dans tous les cas on constate une diminution du nombre et, d'ordinaire aussi, du diamètre des organes sécréteurs. Cette réduction de l'appareil de sécrétion peut aller jusqu'à modifier la disposition caractéristique qu'il affecte dans le genre; c'est ainsi que, dans un *Ochrocarpus*, nous avons constaté la disparition des canaux sécréteurs du liber primaire de la tige, et, par suite, de la feuille.

Au point de vue physiologique, ces faits nous semblent trouver encore leur explication. Il est généralement admis, en effet, que les substances résineuses ou gommo-résineuses, comme dans les Clusiacées, sont des produits d'excrétion. Leur abondance dans la plante doit donc être considérée comme proportionnelle à l'activité cellulaire. Or, cette activité est d'autant plus grande que les conditions de végétation sont plus favorables. Et comme ces conditions favorables, du moins pour nos Clusiacées, paraissent être réalisées beaucoup mieux sur les terrains primitifs que sur les terrains sédimentaires, il en résulte nécessairement que les organes spéciaux où se trouvent accumulés les produits résineux ou d'excrétion sont plus développés chez les plantes croissant sur les sols du premier type que dans celles poussant sur les terrains de la seconde catégorie.

Il convient de remarquer que les caractères mêmes des organes de sécrétion des Clusiacées sont tout à fait favorables à ces observations comparatives. Ces organes, canaux sécréteurs et poches sécrétrices, sont schizogènes; on les voit d'ordinaire bien limités, leur assise de cellules bordantes étant généralement bien distincte. Dans de telles conditions, on peut, dans la plupart des cas, aisément les dénombrer, les mesurer et évaluer ainsi, en quelque sorte, l'activité de la sécrétion, ou mieux de l'excrétion, dont ils sont le siège.

Le présent travail étant surtout une étude d'anatomie comparée, nous avons pris soin de ne toujours examiner comparativement, aussi bien pour la tige que pour la feuille, que des parties morphologiquement semblables. Nos recherches, en ce qui concerne la tige, ont porté sur des rameaux de un ou

de deux ans ; et, en l'absence des couches annuelles du bois qui, on le sait, font défaut chez les plantes des tropiques, où la végétation est presque continue, nous avons, autant que possible, étudié des rameaux offrant un anneau ligneux de même épaisseur. D'autre part, les coupes dans le pétiole ont été pratiquées en son milieu, et celles dans le limbe au niveau de sa partie moyenne.

Les plantes qui ont servi à notre étude, quoique sèches, provenaient de récoltes récentes. Elles avaient donc, au point de vue anatomique, à peu de chose près la valeur de végétaux conservés dans l'alcool ; c'est-à-dire que l'intégrité de leurs tissus était parfaite.

Ces Clusiacées, appartiennent aux genres *Garcinia*, *Rheedia*, *Tsimatimia*, *Symphonia*, *Ochrocarpus* et *Calophyllum*. C'est dans cet ordre même que nous allons les étudier.

Genre **GARCINIA**

Dans ce genre, nous avons examiné les espèces suivantes : *Garcinia asterandra* Jum. et Perr. ; *G. ochrocarpoides* Jum. et Perr. ; *G. crassiflora* Jum. et Perr., et *G. verrucosa* Jum. et Perr.

Garcinia asterandra Jum. et. Perr.

Tige. — Le rameau étudié (fig. 1) a 3 millimètres environ de diamètre. L'épiderme *e*, que l'on aperçoit encore nettement en beaucoup de points de la périphérie, se compose de cellules à paroi externe convexe, à cuticule de faible épaisseur. Mais cette assise épidermique commence à être exfoliée par le périderme, qui a pris naissance dans la seconde assise corticale au-dessous d'elle. Ce périderme *l* comprend à peine deux ou trois assises subéreuses, sans phelloderme.

L'écorce primaire, parenchymateuse, dépourvue de cristaux, est large, constituée par 18 ou 20 assises de cellules ; elle est légèrement collenchymateuse dans sa région externe, dont les parois cellulosiques épaissies sont finement ponctuées. Cette zone corticale renferme des canaux sécréteurs de diamètre variable, disposés sur trois rangs : le rang externe comprend

seulement 4 ou 5 canaux très étroits, très espacés, placés à différents niveaux dans la couche de collenchyme; les deux autres rangs *s* se trouvent dans la région profonde de l'écorce et sont formés, d'abord de 14 à 17 canaux à large diamètre, immédiatement au-dessous ou au niveau desquels, mais en alternance avec eux, on voit une dernière série de 6 à 8 canaux, deux ou trois fois plus petits que les précédents. Quelques-uns de ces organes sécréteurs profonds sont séparés du péricycle par une assise parenchymateuse qui doit être considérée comme l'endoderme. Mais celui-ci ne se distingue par aucun caractère particulier.

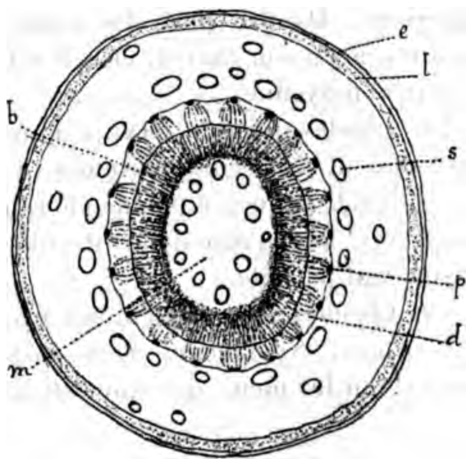


Fig. 1. — Coupe transversale schématique d'un rameau de *Garcinia asterandra*. — *e*, épiderme; *l*, périderme; *s*, canaux sécréteurs de l'écorce: *p*, îlots fibreux péricycliques surmontant les bandes de tissu criblé libérien; *d*, liber; *b*, bois; *m*, moelle parenchymateuse, avec canaux sécréteurs périphériques.

Le péricycle *p* est, au contraire, très nettement différencié; et il offre des caractères que nous avons retrouvés constamment dans la tige des *Garcinia*. Il se compose de petites fibres à section polygonale, à parois très épaisses, parfois isolées, le plus souvent groupées en îlots de 3 à 5 éléments; ces îlots fibreux péricycliques, espacés les uns des autres, sont séparés par des cellules parenchymateuses étirées tangentiellement et souvent cloisonnées radialement.

Cet anneau péricyclique discontinu, avec petits îlots fibreux espacés, nous paraît donc caractéristique des rameaux des *Garcinia*.

Ces îlots fibreux surmontent, coiffent, en quelque sorte, assez régulièrement, dans le *G. asterandra*, les bandes de tissu criblé du liber *d*, que séparent les unes des autres de larges cellules terminant en dehors les rayons secondaires libériens.

La zone libérienne est entièrement privée, dans le rameau étudié, d'organes sécréteurs. L'anneau ligneux *b*, dont l'épaisseur est à peu près égale à celle du liber, n'offre rien de particulier, sauf des couches fibreuses enveloppant les vaisseaux, ce qui a lieu d'ailleurs très fréquemment dans toutes nos Clusiacées.

La moelle *m*, parenchymateuse dans sa partie centrale, est bordée extérieurement par une étroite bande scléreuse à parois lignifiées et ponctuées, s'étendant sur toute la face interne du bois. Le parenchyme médullaire, dépourvu de cristaux, contient à sa périphérie, un peu en dedans de la couche sclérifiée, 12 canaux sécréteurs dont le diamètre, pour quelques-uns, égale presque celui des canaux les plus grands de l'écorce.

Feuille. — Le limbe de la feuille du *G. asterandra* offre une structure intéressante (fig. 2). L'épiderme supérieur *e* est composé de cellules rectangulaires, inégales, à cuticule sensiblement plus épaisse que celle de l'épiderme inférieur *ei* dont les éléments, d'ailleurs de dimensions bien moindres, ont leurs parois externes convexes et formant une ligne ondulée au niveau de la nervure médiane; mais partout ailleurs, les bords cuticulaires, dans les deux épidermes, sont rectilignes.

Au-dessous de l'assise épidermique supérieure on observe un hypoderme *h* scléreux, comprenant deux assises au niveau et dans les parties du limbe voisines de la nervure médiane, et une seule assise dans le limbe proprement dit. Ces éléments de l'hypoderme sont constitués par de grosses cellules irrégulièrement rectangulaires ou polygonales, à faces bombées, séparées par de très petits méats triangulaires et dont les parois, quoique minces, sont lignifiées et finement ponctuées; seule la seconde assise hypodermique, au niveau de la nervure médiane, présente un certain nombre de cellules aussi larges que les autres, mais restées parenchymateuses.

Dans la nervure médiane, on voit, en outre : la méristèle principale, de forme triangulaire, avec un arc libéroligneux formé de faisceaux distincts, et protégé extérieurement par une gaine péricyclique fibreuse continue; tout le conjonctif central de cette méristèle est également scléreux. La région corticale est très réduite et parenchymateuse dans sa partie supérieure, sous-jacente à l'hypoderme; celle-ci ne renferme qu'un seul

canal sécréteur médian, placé dans l'échancrure formée par les extrémités infléchies de l'arc libéroligneux. La partie corticale inférieure, plus large, offre, dans son parenchyme, de nombreuses cellules sclérifiées, à parois épaisses, ponctuées, et, sous l'épiderme inférieur, dont elle n'est séparée que par une assise parenchymateuse, une couche fibreuse presque continue dans laquelle se trouve située une rangée de canaux sécréteurs. Quelques autres canaux, au nombre de trois ou quatre, leur sont superposés; contre eux s'appuient parfois quelques-uns des éléments sclérifiés du parenchyme environnant.

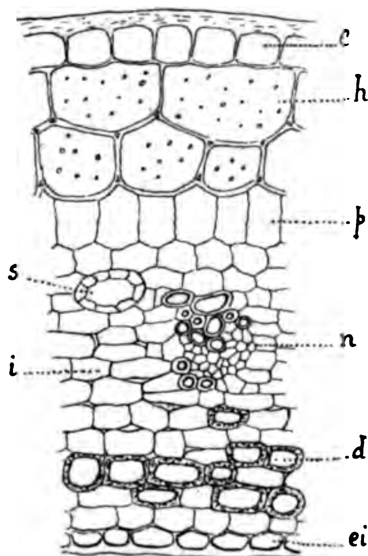


Fig. 2. — Coupe transversale du limbe de la feuille de *Garcinia asterandra*. — *e*, épiderme supérieur; *ei*, épiderme inférieur; *h*, hypoderme scléreux; *p*, assise de cellules palissadiques; *i*, tissu lacuneux à lacunes étroites; *d*, couche de cellules scléreuses de la partie inférieure du mésophylle; *n*, méristèle à gaine fibreuse incomplète; *s*, canal sécréteur de la rangée supérieure du mésophylle.

Dans les lames latérales du limbe, on voit les méristèles, constituant les nervures d'ordres différents, isolées, ou immergées, selon l'expression de J. Vesque, dans la partie moyenne du mésophylle, entourées chacune d'une gaine fibreuse plus ou moins complète (fig. 2, *n*). La structure bifaciale du mésophylle est à peine distincte ; seule son assise supérieure *p*, sous-jacente à l'hypoderme scléreux, est faiblement différenciée en tissu palissadique, avec ses cellules rectangulaires, un peu plus hautes que larges, à membrane mince, légèrement plissée. Il n'y a pas de tissu lacuneux à proprement parler; celui-ci est représenté par un parenchyme à cellules rectangulaires *i*, allongées horizontalement, et ne laissant entre elles que de petits espaces aérifères. Mais un grand nombre de ces éléments du mésophylle ont épaissi et lignifié leurs parois qui sont, en outre, pourvues de larges ponctuations. Comme dans la nervure

médiane, ces éléments scléreux *d* du limbe constituent à la partie inférieure du mésophylle une couche à peu près continue de deux ou trois rangées, séparée de l'épiderme inférieur par une assise parenchymateuse dont quelques cellules se sont elles-mêmes, çà et là, sclérifiées.

En ce qui concerne les canaux sécréteurs foliaires *s*, peu nombreux dans cette espèce, ils sont disposés, dans le mésophylle, sur deux rangs placés de part et d'autre du plan horizontal moyen dans lequel se trouvent situées les nervures du limbe. Les canaux du rang supérieur, aussi bien que ceux du rang inférieur sont, soit isolés dans le mésophylle, soit parfois placés au-dessus et au-dessous des nervures; et, dans ce dernier cas, il se ramifient en même temps que ces nervures. Celles-ci, dans leurs diverses ramifications, peuvent donc être accompagnées de deux canaux sécréteurs, ou le plus souvent d'un seul, qui est généralement le canal superposé au faisceau.

Cette disposition de l'appareil sécréteur du limbe de la feuille, telle que nous venons de l'indiquer, est, à peu de chose près, la même dans les autres *Garcinia*.

L'exemplaire de *G. asterandra*, que nous avons étudié et décrit, est noté comme provenant d'une station un peu humide, sur grès liasiques, à 1 400 mètres d'altitude. Il est à remarquer que son appareil sécréteur est entièrement primaire, les organes qui le composent étant répartis dans l'écorce et la moelle de la tige ; le liber secondaire, qui en forme normalement dans le genre, n'en contient pas encore. Cet appareil de sécrétion est, en somme, notablement réduit.

Certains caractères de la tige et de la feuille même appartiennent bien à une plante de milieu humide : dans la tige, faible épaisseur de la cuticule de l'épiderme et peu de développement des tissus mécaniques ; dans la feuille, différenciation à peine marquée du mésophylle en tissu palissadique à sa face supérieure et absence de véritable parenchyme lacuneux (1). Mais, d'autre part, la présence de l'hypoderme, tissu aquifère propre aux plantes xérophiles, semble paradoxale dans une

(1) J. Vesque et Ch. Viet. *De l'influence du milieu sur la structure anatomique des végétaux* (Ann. sc. nat. Bot., 6e série, t. XII, p. 167 ; et Ann. de l'Inst. nat. agronomique, 1881).

plante de station humide. C'est un caractère qui doit être regardé comme transmis par hérédité, ainsi d'ailleurs que les autres éléments scléreux du mésophylle inférieur, et qui exprime, à notre sens, l'aptitude que possède l'espèce à s'adapter, les cas échant, à un milieu sec et même aride.

Garcinia ochrocarpoides Jum. et Perr.

Tige. — Un rameau de deux ans, dont le diamètre est de 5 mm., est recouvert, dans la plus grande partie de sa surface, par un épiderme à cuticule plus épaisse que dans l'espèce précédente. En certains points se sont pourtant formés des arcs de périderme sous-épidermique, dont les premières assises externes de liège sont scléreuses; puis les éléments subéreux deviennent minces, en couche pressée; pas de phelloderme en dedans de l'assise génératrice péridermique.

L'écorce, large, parenchymateuse, présente dans sa région externe une couche un peu collenchymateuse ; beaucoup de ses cellules renferment des cristaux maclés d'oxalate de calcium. Dans toute cette écorce sont disséminés un grand nombre de canaux sécréteurs; ils forment, assez irrégulièrement, huit rangs, les plus larges occupant la région moyenne de l'écorce.

L'endoderme n'est pas distinct. Le péricycle est constitué par un anneau fibreux, en partie discontinu, et comprenant quatre ou cinq rangées de fibres à section polygonale et à parois épaisses.

Dans un rameau d'un an, il est pourtant facile de s'assurer que le péricycle est constitué, comme nous l'avons vu pour l'espèce précédente, d'îlots fibreux espacés et séparés par des cellules minces étirées tangentiellement et cloisonnées dans le sens radial. Par suite de l'accroissement diamétral progressif de la stèle, ce cloisonnement devient très actif, et les cellules qui en résultent se différencient à leur tour en fibres verticales qui s'interposent entre les îlots primitifs; et c'est ainsi que, dans un rameau plus âgé, le cercle péricyclique élargi est à peu près continu, mais toujours composé de fibres longitudinales, presque toutes semblables.

Le liber secondaire du rameau de deux ans contient une rangée de 8 canaux sécréteurs. Le bois renferme, outre des

vaisseaux en files radiales, des amas fibreux stratifiés et alternant avec des couches moins denses à cellules ligneuses.

La moelle est large, elliptique, parenchymateuse, avec quelques rares cellules oxalifères à cristaux maclés; elle présente à sa périphérie, contre la face interne du bois, une étroite bande sclérifiée, plus large cependant aux deux extrémités de l'ellipse. Dans cette moelle sont disséminés un grand nombre de canaux sécréteurs, à diamètre variable; on en compte plus de 30.

Feuille. — Dans le limbe de la feuille, les épidermes sont à cuticule peu épaisse, et à parois latérales cellulosiques. Sous l'épiderme supérieur se trouve un hypoderme simple, à parois épaissies, mais restées cellulosiques; très distincte au niveau de la nervure médiane, cette assise hypodermique est peu visible dans les parties latérales du limbe. Au centre de la nervure médiane, la méristèle principale, de forme triangulaire, à large base supérieure, est entourée d'une épaisse gaine péricyclique fibreuse continue; l'arc libéroligneux fermé est aussi continu, et le conjonctif central en partie lignifié. La région corticale de la nervure, dans sa partie supérieure aussi bien que dans sa portion inférieure, est constituée par un parenchyme, différencié en collenchyme sous l'épiderme inférieur, et où sont disséminées de nombreuses cellules scléreuses, arrondies, annulaires, isolées ou formant de petits groupes.

De plus, dans la partie inférieure de l'écorce, se trouvent des canaux sécréteurs disposés sur quatre rangs; et dans la partie supérieure, d'abord des canaux, sur deux rangs, l'un d'eux logé dans l'échancrure médiane de la gaine péricylique, et, plus haut, sous l'hypoderme, des poches sécrétrices à contenu jaune brunâtre.

Dans le limbe, le mésophylle, dépourvu de cristaux, comprend 17 assises d'éléments. La structure bifaciale est, ici encore, peu distincte. L'unique assise palissadique supérieure est presque semblable à l'hypoderme; ses cellules sont rectangulaires, à membrane mince légèrement plissée, et un peu plus hautes que larges. Tout le reste du mésophylle se compose de cellules allongées horizontalement; il est nettement lacuneux dans sa partie inférieure.

Dans le mésophylle on observe : des nervures entourées

d'une gaine fibreuse plus ou moins complète, et isolées dans le plan moyen et horizontal. Outre les canaux sécréteurs peu nombreux et disposés comme précédemment, par rapport aux nervures en particulier, on voit dans tout le mésophylle de nombreuses poches sécrétrices, situées pour la plupart dans la moitié supérieure du mésophylle et faisant suite, dans le limbe, à celles déjà signalées dans la nervure médiane. Ces poches sont, les unes arrondies, les autres allongées et semblant se ramifier et s'anastomoser en réseau. Toutes sont remplies d'un contenu résineux brunâtre.

La présence de ces poches sécrétrices dans la feuille de ce *Garcinia*, et celle des grandes cellules sclérifiées annulaires de l'écorce de la nervure médiane, sont deux caractères qui, dans une certaine mesure, lui donnent des allures d'*Ochrocarpus*; d'où la justification anatomique de son nom spécifique.

Le terrain sur lequel a été recueillie cette plante est constitué par du gneiss. Or, il suffit de comparer la structure de sa tige avec celle de l'espèce précédente et celle des formes des grès et du calcaire des espèces suivantes pour s'assurer qu'elle doit prendre place parmi les formes à appareil sécréteur très développé. Sa feuille est aussi richement pourvue d'organes de sécrétion.

Garcinia crassiflora Jum. et Perr.

Cette plante nous fournira le premier exemple des variations de l'appareil sécréteur d'une même espèce suivant la nature du terrain. Nous disposions, en effet, de deux formes de *G. crassiflora* : l'une récoltée sur le gneiss ; l'autre, sur des grès liasiques.

Forme du gneiss. — Le rameau a 4 mm. de diamètre ; il est protégé extérieurement par un périderme sous-épidermique, dont l'assise génératrice a donné exclusivement, en dehors, sept assises subéreuses, dont quelques-unes épaissies en liège dur.

L'écorce étroite, parenchymateuse, avec couche collenchymateuse externe, montre de nombreux gros cristaux maclés d'oxalate de calcium, et des cellules allongées tangentiellement et cloisonnées radialement. Les canaux sécréteurs corticaux sont disposés sur trois rangs; leur section est arrondie ou elliptique ;

les plus larges sont généralement ceux des rangs moyen ou interne.

L'endoderme ne peut être distingué. Le péricycle a très sensiblement les mêmes caractères que dans le *G. asterandra*. Les îlots fibreux, très petits, espacés les uns les autres, surmontent régulièrement les bandes de tissu criblé du liber. Entre eux se trouvent des espaces cunéiformes occupés, d'une part par des éléments cellulosiques étirés tangentiellement et cloisonnés dans le sens radial, sans lignification, et, d'autre part, par les extrémités externes des rayons libériens dont les cellules sont allongées et cloisonnées de la même façon. Le cercle péricyclique s'agrandit ainsi pour suivre l'accroissement diamétral de la stèle, mais sans se sclérifier progressivement, comme dans le *G. ochrocarpoides*.

La zone libérienne, dont la largeur est égale au tiers de celle de l'anneau ligneux, contient, dans sa partie profonde, cinq canaux sécréteurs étroits.

Dans le bois secondaire, les fibres, très abondantes, forment des couches stratifiées très nettes. La moelle large, lignifiée, est formée presqu'entièrement de cellules scléreuses arrondies, ponctuées et remplies de grains d'amidon. On y trouve 20 canaux sécréteurs, disséminés dans toute la région médullaire ; la plupart d'entre eux ont leur assise de bordure séparée de la gangue scléreuse avoisinante par une rangée d'éléments cellulosiques. Ces canaux médullaires sont fréquemment anastomosés.

Le limbe de la feuille, dans cette espèce, est très mince. Les deux épidermes sont à cuticule peu épaisse. Comme dans l'espèce précédente, l'hypoderme, cellulosique, très net sous l'épiderme supérieur, au niveau de la nervure médiane, devient de moins en moins distinct dans les parties latérales du limbe.

Dans la nervure médiane, on observe : au centre, la méristèle principale à gaine fibreuse discontinue et formée d'une ou deux rangées de fibres ; l'arc libéroligneux est fermé et le conjonctif médullaire parenchymateux. La région corticale est parenchymateuse, avec, disséminées çà et là, de grosses cellules scléreuses annulaires; elle renferme un seul canal sécréteur médian dans sa partie supérieure, et six canaux dans sa partie inférieure. Le mésophylle, composé de douze assises, est à

structure bifaciale peu distincte. L'assise palissadique, sous-jacente à l'hypoderme, est à peine différenciée, avec des éléments rectangulaires, à membrane mince et légèrement plissée. Le reste du mésophylle est formé de cellules allongées horizontalement et laissant entre elles des lacunes irrégulières; on y trouve encore quelques grosses cellules sclérifiées à contour annulaire.

Les canaux sécréteurs du mésophylle sont, comme dans les espèces précédentes, disposés sur deux rangs; ce sont surtout les canaux supérieurs, superposés aux nervures, qui accompagnent celles-ci dans leurs ramifications.

Forme des grès liasiques. — Dans cette forme, les caractères généraux de la tige sont les mêmes que dans la précédente. Les différences sont les suivantes : dans l'écorce primaire, parenchymateuse, à grosses macles d'oxalate de calcium, les canaux sécréteurs sont disposés sur deux rangs : l'un, externe, formé de canaux très étroits plongés dans la couche collenchymateuse, au nombre d'une dizaine; l'autre comprenant de larges canaux arrondis ou elliptiques dont le diamètre égale environ trois fois celui des précédents : ils sont en nombre double, soit de 18 à 20.

Le liber est complètement dépourvu d'organes sécréteurs.

La moelle, de largeur deux fois moindre que dans la forme précédente, est parenchymateuse et contient, outre de gros cristaux maclés en oursins, un cercle périphérique de cinq canaux sécréteurs.

La feuille offre, à peu de chose près, les mêmes caractères que dans l'autre forme, sauf les différences suivantes : la méristèle principale de la nervure médiane est ici protégée par une épaisse gaine fibreuse discontinue, et l'arc libéroligneux est formé de faisceaux distincts et non soudés latéralement. D'autre part, l'assise palissadique, quoique toujours composée de grosses cellules rectangulaires, est un peu plus distincte. L'héliophilie, en un mot, est plus accentuée dans cette forme.

En résumé, les variations de l'appareil sécréteur de la tige, dans les deux formes, sont déjà très apparentes : la forme du gneiss présente, dans son écorce primaire, un plus grand nombre de canaux sécréteurs, dont le diamètre moyen est aussi plus grand; et dans sa moelle plus large, quoique sclérifiée, un nombre

quatre fois plus élevé de canaux sécréteurs que la forme des grès. En outre, les canaux libériens secondaires apparaissent d'une manière plus précoce dans la première forme que dans la seconde.

Garcinia verrucosa Jum. et Perr.

Avec cette espèce, qui d'ailleurs offre des caractères très particuliers, nous allons voir les variations précédentes s'affirmer encore davantage. Nous avons pu, en effet, comparer deux formes de *G. verrucosa* : l'une récoltée sur le gneiss dans l'Ankaizina, et l'autre sur un terrain constitué par du calcaire jurassique.

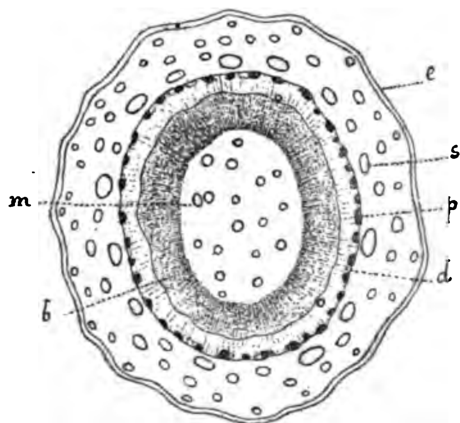


Fig. 3. — Coupe transversale schématique d'un rameau de *Garcina verrucosa* (forme du gneiss). — *e*, épiderme; *s*, canal sécréteur de l'écorce; *p*, péricycle composé de groupes fibreux espacés; *d*, liber avec deux canaux sécréteurs; *b*, bois; *m*, moelle parenchymateuse, avec canaux sécréteurs disséminés dans toute sa masse.

Forme du gneiss. — Le rameau de 3 millimètres (fig. 3 et 4) est protégé par un épiderme à cuticule extrêmement épaisse, et à parois latérales effilées en pointe de dehors en dedans (fig. 4, *e*). Cet épaississement très remarquable de la cuticule rapproche cette espèce des *Garcinia* du groupe des *Xanthochymus* (1). Ce caractère de l'épiderme a une double conséquence : disparition de la couche collenchymateuse de l'écorce, et apparition très tardive du périderme.

L'écorce primaire est donc entièrement parenchymateuse, avec de nombreux cristaux prismatiques simples ou maclés d'oxalate de calcium. Elle contient, en outre, de nombreux canaux sécréteurs *s* disposés sur trois ou quatre rangs, ceux à plus large diamètre appartenant toujours ici à la région moyenne ou interne de la zone corticale.

(1) Voy. Vesque, *Monographie des Guttifères*, p. 283 et suivantes.

L'endoderme n'est pas distinct. Le péricycle est caractérisé, comme dans toutes les espèces de *Garcinia* rencontrées jusqu'ici, par des îlots fibreux *p* espacés et séparés par des cellules minces étirées tangentiellement et cloisonnées radialement ; pourtant, on voit çà et là les cellules intermédiaires *a* se sclérifier et prendre des parois épaisses et ponctuées, formant ainsi des groupes d'éléments scléreux allongés tangentiellement et reliant entre eux les îlots de fibres verticales. Notons que c'est là un fait qui, exceptionnel dans la tige de ce *Garcinia*, va, nous le verrons, devenir caractéristique de celle des *Rheedia* et des *Tsimatimia*.

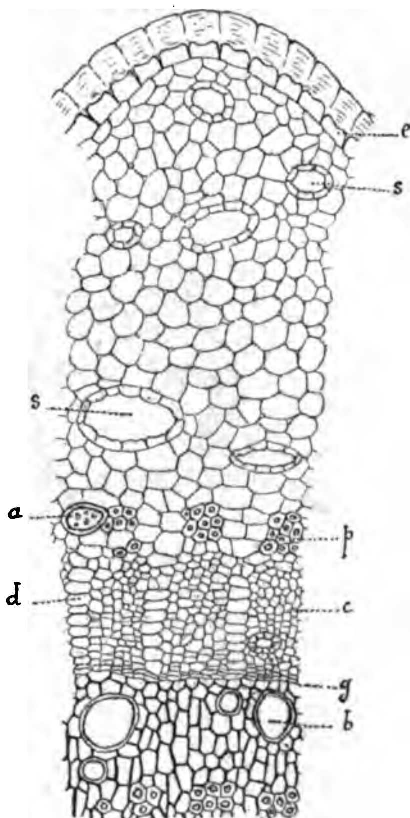


Fig. 4. — Coupe transversale d'un rameau de *Garcina verrucosa* (forme du gneiss). — *e*, épiderme ; *ss*, canaux sécréteurs de l'écorce primaire ; *p*, ilots fibreux péricycliques ; *a*, cellules scléreuses unissant çà et là les ilots précédents ; *c*, bande de tissu criblé du liber, renfermant un canal sécréteur ; *d*, rayon libérien secondaire ; *g*, assise génératrice libéroligneuse ; *b*, vaisseau du bois.

Le liber *d*, dont la largeur est la moitié de celle de l'anneau ligneux, est traversé par des rayons secondaires à grandes cellules minces. Il contient encore peu de canaux sécréteurs secondaires ; on en compte deux ou trois situés toujours dans les intervalles à tissu criblé *c* compris entre les rayons précédents.

Le bois *b* est en grande partie fibreux, comme dans les autres espèces. La moelle (fig. 3, *m*) est large, elliptique, parenchymateuse, avec cristaux prismatiques simples ou maclés d'oxalate de calcium dans toute sa région centrale, et un peu scléreuse sur ses bords. Elle renferme de 15 à 20 canaux sécréteurs disséminés dans toute son étendue.

La structure de la feuille diffère de celle décrite dans les espèces précédentes. Le pétiole montre dans son centre un arc libéroligneux ouvert en haut et dont les extrémités forment une double courbe. Dans le parenchyme médullaire central de la méristèle, on voit sept canaux sécréteurs, qui sont les prolongements de ceux de la moelle du rameau. Les canaux de l'écorce de ce rameau passent également dans le parenchyme cortical du pétiole, où ils sont disposés sur quatre rangs.

Le limbe est limité par deux épidermes à cuticule épaisse, comme le pétiole lui-même. L'épiderme supérieur, plus développé que l'autre, a les mêmes caractères que celui de la tige, mais à un degré moindre en ce qui concerne l'épaississement cuticulaire. L'hypoderme a disparu. Mais il existe même au niveau de la nervure médiane (fig. 5) une assise palissadique *p*. Le centre de la nervure médiane est occupé par la méristèle principale protégée par un cercle fibreux péricyclique, où se reconnaissent encore les îlots fibreux dissociés analogues à ceux de la tige. L'arc libéroligneux fermé *a* est deux fois recourbé à ses deux extrémités, de telle sorte que les faisceaux qui forment les deux branches de la courbe extrême ont une orientation inverse. Dans le parenchyme central de la méristèle on constate la présence de cinq canaux sécréteurs *sm* qui, de la moelle de la tige, et à travers le pétiole, se prolongent dans le limbe; trois de ces canaux, les plus larges, se trouvent dans la concavité de la courbe inférieure de l'arc libéroligneux, deux superposés dans le plan médian, l'autre un peu latéralement à gauche; les deux derniers sont situés au-dessus, en face des pôles ligneux des faisceaux extrêmes et inverses de l'arc libéroligneux.

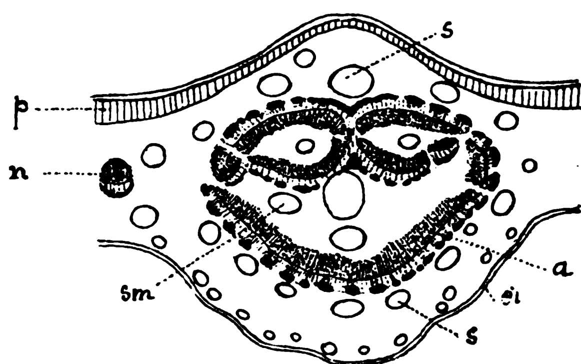


Fig. 5. — Coupe transversale schématique de la nervure médiane de la feuille de *Garcina verrucosa* (forme du gneiss). — *p*, tissu palissadique; *ss*, canaux sécréteurs de la région corticale; *a*, arc libéroligneux de la méristèle principale limitée extérieurement par des îlots fibreux péricycliques espacés; *sm*, canaux sécréteurs du conjonctif central de la méristèle; *n*, nervure secondaire.

Toute la zone corticale de la nervure est parenchymateuse. Les canaux sécréteurs *s* y sont nombreux : dans la partie supérieure, cinq canaux larges dont l'un médian ; dans la partie inférieure, deux rangs de canaux, superposés, de 10 à 12 chacun, les plus grands au voisinage du péricycle fibreux de la méristèle.

Le limbe a, à peu de chose près, la structure de celui des *Rheedia*. Le mésophylle est nettement bifacial. L'assise en palissade supérieure, qui continue celle de la nervure médiane (fig. 5, *p*), se compose de cellules trois fois plus hautes que larges, fréquemment divisées par des cloisons transversales. Elle est doublée, en dedans, d'une rangée de cellules rectangulaires, seulement un peu plus hautes que larges. Le tissu lacuneux occupe les deux tiers de l'épaisseur du mésophylle ; il se compose de cellules rameuses, toutes allongées horizontalement laissant entre elles des lacunes étroites.

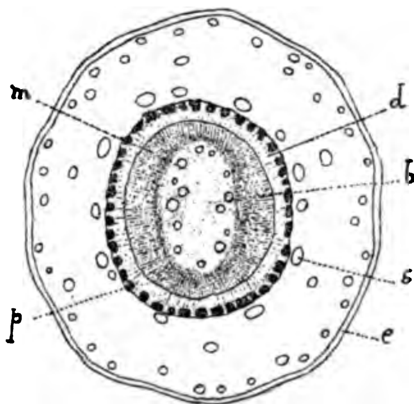


Fig. 6. — Coupe transversale schématique d'un rameau de *Garcina verrucosa* (forme du calcaire jurassique). — *e*, épiderme ; *s*, canal sécréteur de l'écorce ; *p*, péricycle formé de groupes fibreux rapprochés ; *d*, liber dépourvu de tout organe sécréteur ; *b*, bois ; *m*, moelle sclérifiée, avec canaux sécréteurs periphériques.

Les nervures de divers ordres *n* qui parcourent le mésophylle, entourées de leur gaine fibreuse plus ou moins complète, sont toujours isolées, immergées, et situées dans le plan médian horizontal. De part et d'autre de ce plan, sont les deux rangées caractéristiques de larges canaux sécréteurs : les uns libres dans le mésophylle, et parfois situés dans le tissu en palissade, immédiatement sous l'épiderme supérieur ; les autres, superposés ou sous-jacents aux nervures, et, dans ce cas, ce sont surtout les premiers qui se ramifient avec les nervures.

Tout le mésophylle est abondamment pourvu de cristaux en oursins.

Forme du calcaire jurassique. — Le rameau (fig. 6) a les mêmes caractères généraux que dans la forme précédente. Les différences à signaler sont les suivantes. Les canaux sécréteurs

de l'écorce primaire un peu plus large, sont encore disposés sur trois ou quatre rangs ; mais, relativement nombreux dans la région externe et interne, ils sont beaucoup plus clairsemés dans la partie corticale moyenne. Le péricycle est nettement plus scléreux : il est formé d'îlots de fibres plus nombreuses et plus épaisses ; ces groupes fibreux *p* sont d'ailleurs très rapprochés les uns des autres, séparés seulement par une ou deux assises parenchymateuses, ou parfois reliés par de grandes cellules tangentielles sclérifiées.

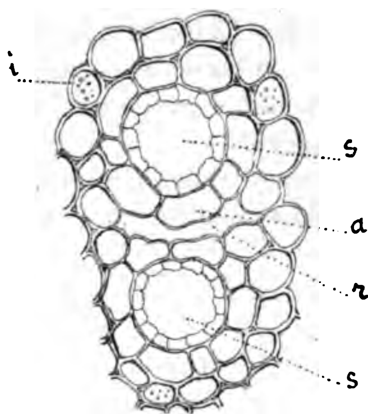


Fig. 7. — Canaux sécréteurs médullaires de la tige de *Garcinia verrucosa* (forme du calcaire jurassique). — *i*, cellules lignifiées de la moelle ; *a*, assise cellulosique entourant partiellement les canaux sécréteurs *ss* ; *r*, lacune entre les deux canaux.

Le liber *d* ne renferme aucun organe sécréteur.

La moelle est étroite, elliptique, sclérifiée, à cellules arrondies et ponctuées.

Elle renferme seulement 13 canaux sécréteurs, périphériques, dont la plupart ont leur assise de bordure séparée du sclérenchyme avoisinant par une rangée d'éléments cellulosiques (fig. 7).

Dans le pétiole de la feuille, la méristèle ne présente plus en son centre que quatre canaux sécréteurs.

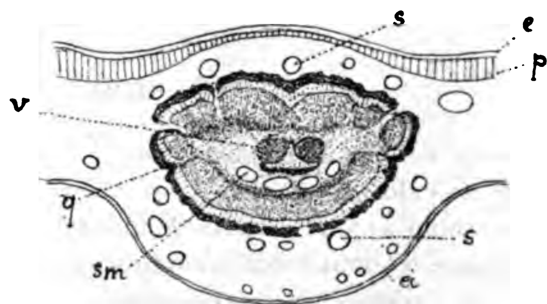


Fig. 8. — Coupe transversale schématique de la nervure médiane de la feuille de *Garcinia verrucosa* (forme du calcaire jurassique). — *e*, épiderme supérieur. *ei*, épiderme inférieur ; *p*, tissu palissadique ; *ss*, canaux sécréteurs de la région corticale ; *q*, arc libéroligneux limité en dehors par des fibres péricycliques en couche presque continue ; *v*, les deux faisceaux soudés terminaux de l'arc libéroligneux ; *sm*, canaux sécréteurs du conjonctif central de la méristèle.

Dans le limbe, la nervure médiane (fig. 8) renferme une méristèle protégée par une gaine fibreuse péricyclique épaisse *q*, presque continue ;

en son centre, où le conjonctif médullaire est sclérifié, on ne voit plus que quatre canaux sécréteurs *sm*, situés dans la concavité de la courbe inférieure de l'arc libéroligneux. Le nombre des canaux sécréteurs corticaux *s* est réduit, aussi bien dans la nervure médiane que dans tout le reste du limbe. La structure du mésophylle, toujours nettement bifacial, comprend ici une double assise palissadique *p* bien différenciée.

Cette forme est donc plus héliophile que l'autre, c'est-à-dire qu'elle provient d'une station à éclairement plus intense.

En résumé, la comparaison entre les deux formes, facilitée par l'examen des figures ci-jointes, nous montre que l'appareil sécréteur est notablement plus développé dans la forme du gneiss que dans celle du calcaire. Dans la tige, on trouve des organes de sécrétion plus nombreux et de diamètre moyen plus grand dans l'écorce et dans la moelle, et l'on note la formation plus précoce de ces organes dans le liber secondaire de la première forme, comparativement à ce qu'on observe pour la seconde. Dans la feuille, les modifications et les différences sont des plus nettes; elles sont en parfaite corrélation avec celles de la tige.

D'autre part, ce *G. verrucosa*, par certains caractères du péricycle de la tige et surtout par ceux que l'on constate dans le limbe de la feuille, offre des affinités avec les *Rheedia*.

Genre **RHEEDIA**.

Nous ne possédons de ce genre que deux espèces habitant : l'une le calcaire, *Rheedia calcicola* Jum. et Perr. ; l'autre, un bois sablonneux, *Rh. arenicola* Jum et Perr. Chez ces deux plantes, l'action des terrains sédimentaires, sur lesquels elles se tiennent, s'est manifestée par une réduction plus ou moins grande de l'appareil sécréteur et que nous aurons à définir.

Donnons tout d'abord les caractères anatomiques généraux de la tige chez ces plantes.

L'épiderme de la tige est formé par des cellules à cuticule très épaisse (fig. 10, *e*), et dont les parois latérales ou radiales sont renflées dans leurs deux tiers externes, les renflements s'atténuant en coin vers le tiers interne qui reste généralement cellulosique. Ces renflements latéraux des parois des cellules

épidermiques nous paraissent caractériser les espèces du groupe des *Rheedia*. De plus, dans le *Rh. calcicola* (fig. 10), les cellules de l'épiderme *e* ont leur paroi externe soulevée en papilles coniques, dont l'axe est occupé par un prolongement canaliculé de la cavité cellulaire. Dans cette même espèce, l'épiderme était rompu en quelques points où s'était formé du liège de cicatrisation *l*; mais le périderme normal ne s'observait pas encore.

Dans le *Rh. arenicola*, le périderme, plus précoce, s'étendait d'une manière continue à la périphérie de l'écorce, et l'épiderme était en grande partie exfolié. L'assise péridermique prend naissance tantôt sous l'épiderme, tantôt dans la seconde ou troisième assise corticale sous-jacente; mais, en somme, il est toujours superficiel. Le périderme des *Rheedia* offre les mêmes caractères que celui des *Tsimatimia*, que nous étudierons plus loin.

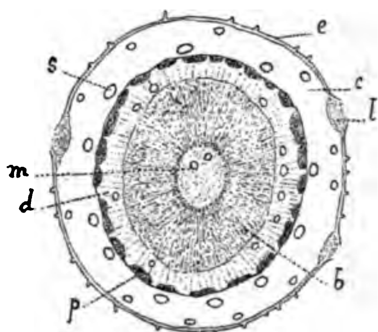


Fig. 9. — Coupe transversale schématique d'un rameau de *Rheedia calcicola*. — *e*, épiderme, avec ses papilles : *l*, tissu de cicatrisation ; *c*, écorce ; *s*, canal sécréteur de l'écorce ; *p*, péricycle ; *d*, liber contenant des canaux sécréteurs secondaires ; *b*, bois ; *m*, moelle sclérifiée, avec deux canaux sécréteurs.

L'écorce (fig. 9 et 10, *c*) est très étroite, parenchymateuse, parsemée de groupes de cellules scléreuses à parois épaisses.

Le péricycle *p* est constitué par un anneau fibreux presque continu, dans lequel on distingue (fig. 10), parfois en alternance assez régulière : d'une part des paquets de cinq ou six rangées de fibres épaisses *p* à direction verticale, et à section nettement polygonale sur les coupes transversales; et, d'autre part, des groupes *a* de grosses cellules scléreuses, à parois ponctuées, étirées tangentiellement, qui unissent entre eux les faisceaux fibreux. Nous dirons, à propos des *Tsimatimia*, la raison de cette disposition du cercle scléreux péricyclique.

Dans l'anneau libéroligneux, on constate toujours l'abondance des fibres dans le bois secondaire. La moelle est, dans les deux espèces, plus ou moins étroite et entièrement sclérifiée.

Les cristaux prismatiques simples ou maclés d'oxalate de

calcium, qui abondent dans tout le parenchyme cortical et médullaire du *Rh. calcicola*, font défaut dans le *Rh. arenicola*.

Variations de l'appareil sécréteur de la tige. — Elles consistent, comme nous l'avons dit, dans la réduction, mais à des degrés différents, de tout l'appareil de sécrétion.

Dans l'écorce primaire, chez les deux plantes, les canaux sécréteurs sont disposés très nettement sur deux rangs (fig. 9 et 10, *s*) : l'un, externe, composé de canaux étroits; l'autre interne, situé dans le voisinage du péricycle scléreux, et formé de larges canaux dont le diamètre égale de deux à quatre fois celui des organes précédents. Mais, dans le *Rh. arenicola*, tous ces canaux corticaux sont moins larges et leur nombre est environ deux fois moins élevé que dans l'autre espèce.

Dans la moelle, on voit deux canaux, dans le *Rheedia calcicola*; tandis qu'il n'y a aucun organe sécréteur médullaire dans le *Rh. arenicola*.

Le liber secondaire renferme des canaux sécréteurs généralement assez étroits. Dans le *Rh. calcicola*, où le liber a environ le quart de l'épaisseur de l'anneau ligneux, on compte de dix à vingt canaux occupant la partie moyenne de la couche libérienne secondaire, où ils sont espacés très irrégulièrement.

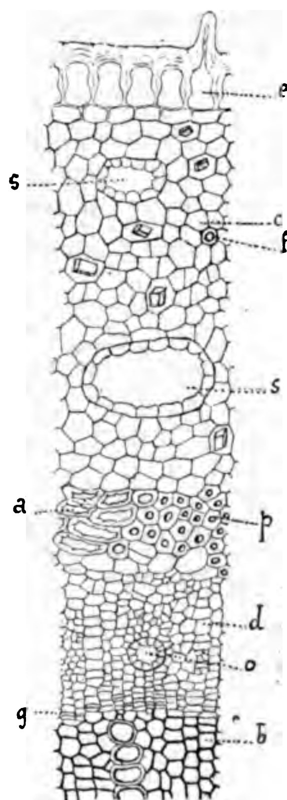


Fig. 10. — Coupe transversale du rameau de *Rheedia calcicola*. — *e*, épiderme avec une cellule prolongée en papille; *c*, parenchyme cortical, avec cellules oxalifères et fibres *f*; *ss*, canaux sécréteurs de l'écorce; *p*, groupes de fibres péricycliques verticales : *a*, cellules scléreuses tangentielles; *d*, liber, avec un canal sécréteur *o*; *g*, assise génératrice; *b*, bois.

Dans le *Rh. arenicola*, le liber a environ la moitié de la largeur de l'anneau ligneux. On y observe cinq ou six canaux situés tout à fait à la périphérie du liber secondaire; il ne s'en est plus formé plus profondément.

On voit donc que, dans cette réduction relative de l'appareil

sécréteur de la tige chez deux espèces très voisines, l'action du terrain sablonneux (peut-être grèseux) a été plus marquée que celle du calcaire.

Feuille. — Les différences constatées dans la tige se retrouvent dans la feuille. La nervure médiane, chez les deux plantes, offre en son centre une méristèle principale protégée par une gaine fibreuse péricyclique épaisse, avec un arc libéroligneux presque continu et fermé. La région corticale est parenchymateuse, mais différenciée en tissu palissadique sous l'épiderme supérieur.

En ce qui concerne les organes sécréteurs, les différences sont des plus nettes. Dans le *Rh. calcicola*, on observe : au centre de la méristèle principale de la nervure médiane, deux canaux sécréteurs, qui sont les prolongements de ceux de la moelle de la tige; et, dans la région corticale, de 25 à 30 canaux sécréteurs, dont trois à sa partie supérieure, les autres étant distribués sur trois rangs à la partie inférieure.

Dans le *Rh. arenicola*, la méristèle principale de la nervure médiane est privée de tout organe sécréteur; et l'on voit, dans le parenchyme cortical, six canaux dont deux, l'un médian et le second latéral, à la partie supérieure, les quatre autres étant placés en un rang unique à la partie inférieure.

Le mésophylle est bifacial dans les deux espèces. L'assise palissadique supérieure, cloisonnée transversalement, est formée de cellules plus hautes dans le *Rh. arenicola*; la seconde palissade est aussi mieux différenciée. Cette plante a été sans doute soumise à un éclairement plus intense.

Les cristaux en oursins, qui abondent dans le mésophylle du *Rh. calcicola*, manquent dans celui du *Rh. arenicola*.

Partout les canaux sécréteurs du limbe sont situés sur deux rangs dans le mésophylle supérieur et inférieur, de part et d'autre du plan médian horizontal qui contient les nervures. Et ce sont surtout les canaux superposés à celles-ci qui leur envoient des ramifications; les canaux du mésophylle inférieur ont un parcours d'ordinaire indépendant des nervures. Ces canaux du limbe sont moins nombreux dans le *Rh. arenicola* que dans le *Rh. calcicola*.

Les variations de l'appareil sécréteur de la feuille, pour ces deux espèces, sont donc en corrélation avec celles de la tige.

Genre TSIMATIMIA

Ce genre a été créé par MM. Jumelle et Perrier de la Bathie pour deux espèces très voisines des *Rheedia* : le *Tsimatimia Pervillei* Jum. et Perr., et le *Tsimatimia pedicellata* Jum et Perr.

Le *Tsimatimia Pervillei* n'est autre que le *Rheedia Pervillei* de Planchon et Triana, dont J. Vesque a fait, avec doute, le *Garcinia Pervillei.* Cependant, à s'en rapporter à la description anatomique de la feuille donnée par cet auteur (1), on pouvait hésiter à considérer cette plante comme un *Rheedia*, et même comme un *Garcinia.* Au sujet des canaux sécréteurs du limbe, Vesque dit, en effet : « Glandulæ canaliformes in parenchymatis spongiosi regione superà, sæpe fasciculos superantes. » Ce qui signifie bien, semble-t-il, qu'il n'y a de canaux sécréteurs que dans la région supérieure du tissu lacuneux, lesquels sont, en effet, souvent superposés aux nervures. Or, nous savons que dans les *Rheedia*, comme d'ailleurs dans les *Garcinia*, il y a dans le mésophylle une double rangée de canaux sécréteurs, l'une supérieure et l'autre inférieure.

Au reste, l'examen d'un fragment de feuille provenant de l'exemplaire même nommé par Planchon et Triana, et communiqué par l'herbier du Museum d'Histoire naturelle de Paris, nous a permis de lever tous les doutes. Des préparations convenablement colorées nous montrent bien deux rangs de canaux sécréteurs à cellules de bordure très nettes, qui occupent la région supérieure et la partie inférieure du mésophylle. On voit aussi quelques larges canaux dans la région moyenne, au niveau même des nervures. Ils paraissent provenir de la fusion des précédents dans le plan médian qui contient les nervures.

Les caractères de la nervure médiane et de tout le limbe de la feuille sont bien ceux d'une plante du groupe des *Rheedia* et non des *Garcinia* ; la méristèle renferme plusieurs canaux sécréteurs, et, d'une manière générale, cette Clusiacée de Pervillé peut être classée parmi celles dont l'appareil sécréteur est très développé.

« Crystalla in specimine non visa », ajoute Vesque. On

(1) *Monographie des Guttifères*, p. 485.

n'observe, en effet, pas de cristaux, tandis qu'on en trouve, en quantité à la vérité très variable, dans les diverses formes de *Tsimatimia Pervillei*. Mais ce n'est évidemment pas là un caractère distinctif suffisant.

Avant d'étudier les variations si remarquables de l'appareil sécréteur chez ces deux *Tsimatimia*, nous résumerons tout d'abord leurs principaux caractères anatomiques, qui permettent d'établir leurs affinités avec les *Rheedia*.

Caractères anatomiques généraux des *TSIMATIMIA*.

Tige. — L'épiderme est toujours pourvu d'une cuticule très épaisse ; ses parois latérales ou radiales portent ces mêmes rentlements cunéiformes que nous avons décrits chez les *Rheedia*. Certaines formes du calcaire du *Ts. Pervillei* ont leurs cellules épidermiques prolongées extérieurement en papilles coniques (fig. 11, *e*), semblables à celles du *Rheedia calcicola*.

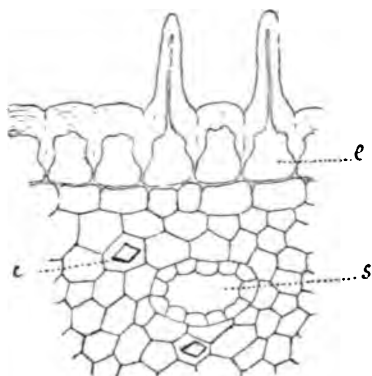


Fig. 11. — Épiderme et écorce externe de la tige de *Tsimatimia Pervillei* (forme du calcaire crétacé). — *e*, assise épidermique, avec deux papilles ; *c*, cellules de l'écorce contenant un cristal prismatique d'oxalate de calcium ; *s*, canal sécréteur externe de l'écorce.

En raison de l'épaississement de la cuticule, l'écorce externe n'est d'ordinaire pas collenchymateuse et le périderme ne se forme que tardivement, dans la seconde année.

Ce périderme des *Tsimatimia* paraît offrir les mêmes caractères que celui des *Rheedia*, qui d'ailleurs, ne semble pas avoir été décrit.

M. Douliot (1) a étudié les formations péridermiques d'un certain nombre de Clusiacées, mais il n'a pas envisagé celles des *Rheedia*. Nos observations contribueront peut-être utilement à compléter les intéressantes recherches de cet auteur sur ce point très particulier de l'histoire anatomique de cette famille.

(1) H. Douliot, *Recherches sur le Périderme*. An. sc. nat. Bot., 1889, p. 325.

Dans le cas le plus simple, le périderme, que l'on observe surtout dans les formes des terrains sédimentaires du *Ts. Pervillei*, prend directement naissance sous l'épiderme (fig. 12). L'assise corticale sous-épidermique se cloisonne tangentiellement et rejette en dehors huit ou dix rangées subéreuses successives *l* dont la plus externe, ou parfois les deux externes, se modifient; elles épaississent et lignifient leurs parois en U à concavité interne (liège dur), les autres rangées ayant leurs éléments rectangulaires caractéristiques, mais très aplatis, et leurs parois subéreuses un peu sinueuses (liège mou). D'autre part les deux ou trois assises de phelloderme qui se sont détachées, en dedans, de l'assise génératrice péridermique épaississent et lignifient leurs parois en U à concavité externe *r*. Quand le phelloderme s'est ainsi sclérifié, l'assise génératrice péridermique cesse de se cloisonner; son activité s'arrête. Une première couche de périderme *l* est ainsi constituée. Mais une seconde prend naissance en dedans de la première par des cloisonnements de l'assise corticale sous-jacente au phelloderme scléreux (fig. 12, *c*), lesquels donnent naissance à une seconde assise génératrice fonctionnant comme la première. Ainsi se succèdent dans le sens centripète et se superposent des péridermes successifs, tous d'origine corticale et secondaire.

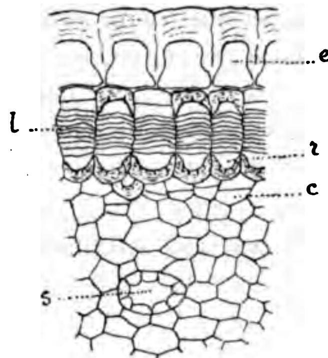


Fig. 12. — Périderme de la tige de *Tsimatimia Pervillei* (formes des calcaires). — Premier cas de structure : *e*, épiderme; *l*, couche de liège; *r*, phelloderme scléreux; *c*, assise corticale sous-jacente se cloisonnant pour donner une nouvelle couche péridermique; *s*, canal sécréteur de l'écorce externe.

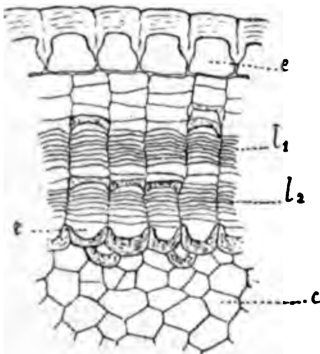


Fig. 13. — Périderme de la tige de *Tsimatimia Pervillei* (formes des calcaires). — Second cas de structure : *e*, épiderme; *l*, et l_2, couches couches subéreuses successives; *r*, phelloderme scléreux; *c*, écorce primaire.

Un cas un peu différent du précédent se produit parfois (fig. 13).

L'assise corticale sous-épidermique, avant de constituer l'assise péridermique, commence par allonger ses cellules dans le sens radial : celles-ci prennent ensuite deux ou trois cloisons transversales ou obliques. Puis les derniers éléments internes provenant de cette première série de cloisonnements se divisent par des cloisons tangentielles pour constituer l'assise péridermique, qui fonctionne d'ailleurs ultérieurement comme dans le cas précédent.

On voit que, dans ce second mode, le premier périderme l_1 est tertiaire. Les grandes cellules secondaires qui le séparent de l'épiderme se sclérifient en U ouverts vers l'intérieur.

Enfin, un troisième cas se présente. Le premier périderme sous-épidermique (fig. 13, l_1) ne sclérifie pas son phelloderme. Des cloisonnements apparaissent bientôt dans l'assise profonde de ce phelloderme pour former une seconde assise génératrice, tandis que la première cesse toute activité. Il se constitue ainsi un second périderme (fig. 13, l_2) qui se distingue du précédent par ses éléments externes lignifiés en U à concavité interne. Cette seconde couche péridermique peut donner naissance à une troisième dans les mêmes conditions, c'est-à-dire par les cloisonnements de l'une de ses assises phellodermiques ; ou bien elle sclérifie en U ses éléments phellodermiques *r*, et, dès lors, tout nouveau périderme ne peut se former que dans l'écorce primaire sous-jacente.

Dans tous les cas, le périderme total de cette espèce se compose de couches superposées distinctes, qui se succèdent en direction centripète.

Dans les *Rheedia* proprement dits, nous n'avons observé que le premier mode.

Dans quelques tiges, le périderme n'existe que sur une partie de la périphérie (fig. 22, 26, 31). Nous savons, depuis les recherches de M. Douliot, que ce fait est dû à l'éclairement plus intense d'une portion de la surface du rameau, où les formations péridermiques sont toujours plus précoces.

L'écorce est partout parenchymateuse, mais parsemée de grosses cellules scléreuses, polygonales ou arrondies, avec des parois extrêmement épaisses, traversées par des ponctuations canaliculées. Elle renferme généralement, en plus ou moins

grande quantité, des cristaux prismatiques simples (fig. 11, *c*) ou maclés d'oxalate de calcium, plus rarement de l'amidon.

Le péricycle, dans un rameau de *Tsimatimia* de deux ans, offre à peu de chose près les mêmes caractères que dans les *Rheedia* (fig. 10, *p* et *a*). Il est constitué par un anneau scléreux épais, continu, dans lequel (fig. 14) on distingue d'abord des faisceaux de fibres à direction verticale et, par conséquent, à section transversale polygonale *p*, à parois épaisses et à lumière punctiforme. Ces faisceaux fibreux compacts sont parfois accompagnés de grosses fibres plus larges, à contour arrondi. Ils sont, de loin en loin, séparés par des paquets de grandes cellules à parois fortement sclérifiées *b*, et allongées tangentiellement. Quoi qu'il en soit, dans beaucoup de rameaux de deux ans, cet ensemble de faisceaux de fibres verticales et de paquets de cellules lignifiées à direction tangentielle forme un cercle péricyclique scléreux continu.

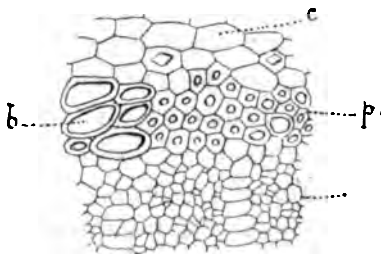


Fig. 14. — Structure du péricycle scléreux de la tige de *Tsimatimia Pervillei* : *c*, écorce primaire ; *p*, faisceau de fibres verticales ; *b*, groupe de cellules lignifiées allongées tangentiellement ; au-dessous de la couche péricyclique, le liber.

L'origine de cette disposition s'explique par l'étude comparée des rameaux de différents âges. Dans un rameau de l'année, peu après le début des formations libéroligneuses secondaires, le péricycle est entièrement composé de fibres verticales, à section polygonale. Puis, plus tard, dans un rameau d'un an, par exemple, par suite de l'accroissement diamétral progressif de la stèle, le cercle fibreux péricyclique est rompu en plusieurs points. En ces points, on voit les cellules des parenchymes avoisinants, cortical ou libérien, s'interposer, s'étirer tangentiellement, se cloisonner dans le sens radial, puis se sclérifier. Ainsi se trouve rétabli, pour un certain temps tout au moins, la continuité de l'anneau péricyclique. Plus tard encore, de nouvelles ruptures se produisent pour la même cause, et les mêmes phénomènes se constatent. Durant les premières années donc, le péricyclique fibreux tend toujours, par ce même processus, à rétablir sa continuité, continuellement rompue par

l'accroissement diamétral de la stèle. D'où la structure anatomique observée dans ce péricycle.

D'autre part, toujours pour suivre ce même mouvement d'accroissement, on voit de nombreuses cellules de l'écorce s'allonger tangentiellement et se cloisonner dans le sens radial; tandis que, dans le liber, les rayons secondaires s'élargissent de plus en plus dans leur partie externe, par divisions radiales répétées de leurs éléments.

Le bois secondaire est toujours plus ou moins riche en fibres épaisses, parfois disposées en couches stratifiées assez régulières.

La moelle est constamment de forme elliptique, ce qui dépend de la disposition opposée des feuilles chez les Clusiacées. Ses dimensions varient dans des limites très grandes, suivant les espèces ou les formes considérées. Très large ou de diamètre plus ou moins réduit, cette zone médullaire est parenchymateuse, avec seulement une mince bande sclérifiée sur ses bords, ce sclérenchyme périmédullaire étant d'ordinaire plus abondant aux deux extrémités de l'ellipse; ou bien elle est entièrement scléreuse, composée d'éléments lignifiés, à membrane arrondie, ponctuée, séparés par des méats triangulaires.

La moelle, comme l'écorce, renferme le plus souvent des cristaux prismatiques, simples ou maclés d'oxalate de calcium, et plus rarement de l'amidon.

Feuille. — La structure du pétiole est simple. On trouve, à la périphérie, un épiderme à cuticule très épaisse, comme celui de la tige; au centre, la méristèle, protégée extérieurement par un péricycle fibreux souvent incomplètement sclérifié, possède un arc libéroligneux ouvert en haut, ses extrémités étant plus ou moins recourbées vers le plan de symétrie. La région corticale est parenchymateuse dans toute son étendue, de même que le conjonctif qui occupe le centre de la méristèle. Tout ce parenchyme contient en général d'assez nombreux cristaux simples ou maclés d'oxalate de calcium.

Le limbe offre à considérer, comme toujours, la nervure médiane et les lames latérales. Dans la nervure médiane, où les deux épidermes ont leur cuticule sensiblement de même épaisseur, on voit : au centre, la méristèle principale (fig. 19, 21),

de forme triangulaire, dont l'arc libéroligneux est complètement fermé ; elle est protégée, dans tous les cas, par une gaine fibreuse péricyclique *q* très épaisse. Une disposition un peu particulière est celle réalisée dans les formes du gneiss et des schistes cristallins, où l'arc libéroligneux est deux fois recourbé à ses extrémités (fig. 21) ; la courbe de chaque côté se divisant ensuite à son sommet et les branches se soudant ensuite deux à deux dans le plan médian de symétrie, on a, formant la base supérieure de la méristèle deux couches libéroligneuses superposées qui se regardent par leur bois *b*. Le conjonctif médullaire est plus ou moins abondant suivant les dimensions de la méristèle elle-même ; il est parenchymateux ou sclérifié. La région corticale est constamment parenchymateuse et différenciée, à sa partie supérieure, en une assise palissadique à cellules rectangulaires deux ou trois fois plus hautes que larges, et divisées fréquemment par des cloisons transversales. Tout ce parenchyme de la nervure médiane renferme d'ordinaire des cristaux prismatiques simples ou maclés, semblables à ceux du pétiole et de la tige.

Le mésophylle est nettement bifacial, dans la plupart des cas. Parfois cependant, dans les formes héliophiles, il est subcentrique, avec une assise palissadiforme à la face profonde de l'épiderme inférieur. Le tissu palissadique supérieur comprend une ou deux assises. La première palissade est formée de cellules trois ou quatre fois plus hautes que larges, fréquemment divisées par des cloisons transversales ; la seconde rangée palissadique est constituée par des éléments rectangulaires à peine plus hautes que larges. Le parenchyme lacuneux, à cellules rameuses, avec de larges lacunes, occupe les quatre cinquièmes environ de l'épaisseur du mésophylle ; les nervures qui parcourent le limbe sont situées dans sa région supérieure.

Dans tout le mésophylle sont répandus des cristaux en oursins d'oxalate de calcium.

Nous pouvons maintenant aborder la question des variations que présentent la localisation et le nombre des organes sécréteurs dans la tige et la feuille des *Tsimatimia*, dont nous connaissons désormais les principaux caractères anatomiques. Nous examinerons successivement, à ce point de vue, les deux espèces de ce genre.

VARIATIONS DE L'APPAREIL SÉCRÉTEUR DU *TSIMATIMIA PERVILLEI*.

Le *Ts. Pervillei* est une espèce indifférente, dont des formes nombreuses ont été recueillies à la fois sur des terrains sédimentaires divers (calcaires, grès, sol caillouteux ou sablonneux) et sur des terrains primitifs (gneiss et schistes cristallins). D'où deux séries de formes à distinguer.

Formes des terrains sédimentaires. — Elles se signalent toutes par une réduction plus ou moins accentuée de l'appareil sécréteur.

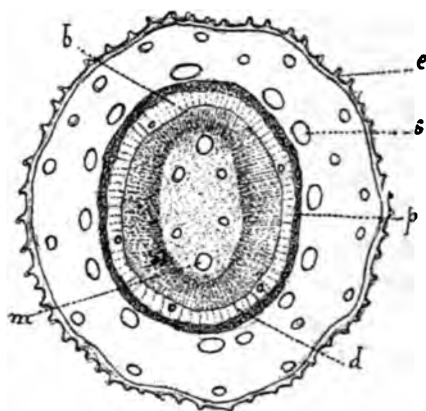


Fig. 15. — Coupe transversale schématique d'un rameau de *Tsimatimia Pervillei* (forme du calcaire crétacé). — *e*, épiderme papilleux ; *s*, canal sécréteur cortical ; *p*, péricycle scléreux ; *d*, liber, avec cinq petits canaux sécréteurs ; *b*, bois ; *m*, moelle lignifiée, avec six canaux sécréteurs périphériques.

Prenons d'abord les formes du calcaire. L'une d'elles provient d'un calcaire crétacé des environs de Majunga. Dans un rameau de 3 millimètres de diamètre, on trouve (fig. 15) : dans l'écorce, deux rangs de canaux sécréteurs, avec quelques rares canaux disséminés dans la région moyenne ; les canaux du rang interne *s* sont deux ou trois fois plus larges que ceux de la rangée externe. Dans la moelle *m*, étroite et sclérifiée, s'observent, exclusivement à la périphérie, de quatre à six canaux sécréteurs de différents diamètres. Outre ces organes sécréteurs d'origine primaire, il s'est formé dans le liber secondaire *d* cinq très petits canaux espacés les uns des autres.

Dans la feuille, la méristèle principale de la nervure médiane ne contient aucun organe sécréteur. La région corticale en renferme une dizaine : un seul à la partie supérieure, dans l'échancrure médiane de la gaine péricyclique ; les autres, répartis en deux rangs dans la partie inférieure. Le mésophylle en montre

deux rangées, où ces canaux sont d'ailleurs très clairsemés : les uns dans le mésophylle supérieur, au-dessus du niveau des nervures, et parfois superposés à celles-ci ; les autres, isolés dans le mésophylle inférieur. Les premiers sont quelquefois situés en plein tissu palissadique même, immédiatement sous l'épiderme.

Une seconde forme a été récoltée dans un bois à sol calcaire sur les bords du Jabohazo. Un rameau de 4 millimètres possède

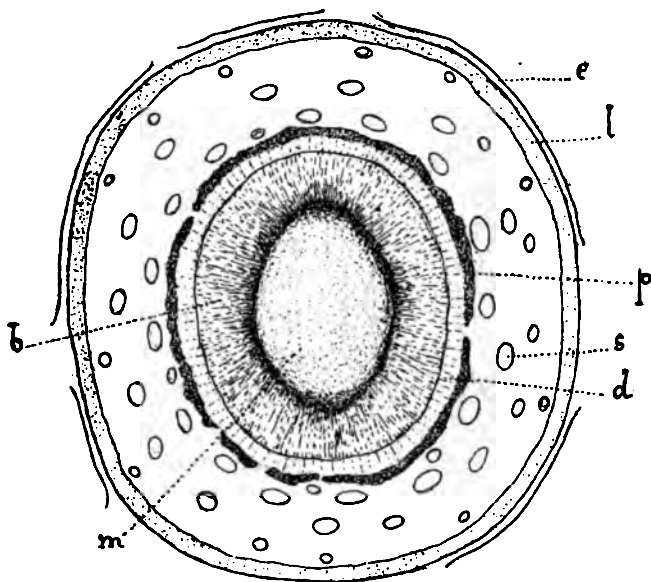


Fig. 16. — Coupe transversale schématique d'un rameau de *Tsimatimia Pervillei* (forme des grès liasiques, de Maroaboala). — *e*, épiderme, en voie d'exfoliation ; *l*, périderme ; *s*, canal sécréteur de l'écorce ; *p*, péricycle ; *d*, liber dépourvu de tout organe sécréteur ; *b*, bois ; *m*, moelle lignifiée, privée de tout organe de sécrétion.

un appareil sécréteur primaire notablement plus développé que dans le cas précédent ; on voit dans l'écorce amylifère, immédiatement sous le périderme, une rangée de canaux sécréteurs étroits, mais nombreux ; nombreux aussi sont les canaux de la rangée profonde, qui sont trois fois plus larges que les précédents ; dans la région corticale moyenne, les organes sont plus clairsemés et de diamètre variable.

D'autre part, la moelle, plus large que précédemment, mais sclérifiée et amylifère aussi, renferme treize canaux sécréteurs de différents diamètres, rangés irrégulièrement à la périphérie.

Mais, par contre, on n'observe aucun organe de sécrétion différencié dans le liber secondaire.

Cette plante possède des feuilles toutes arrondies au sommet, mais les unes grandes et les autres plus petites. Quelques différences entre elles se manifestaient surtout dans le pétiole. Le pétiole des grandes feuilles montrait dans le conjonctif médullaire de la méristèle, au centre de l'arc libéroligneux, quatre canaux sécréteurs; mais ceux-ci ne se prolongeaient pas dans la région correspondante de la nervure médiane du limbe. Le pétiole des petites feuilles n'avait, au contraire, aucun canal sécréteur au centre de leur méristèle. D'autre part, les canaux sécréteurs étaient un peu plus nombreux dans la région corticale de la nervure médiane et le mésophylle des grandes feuilles.

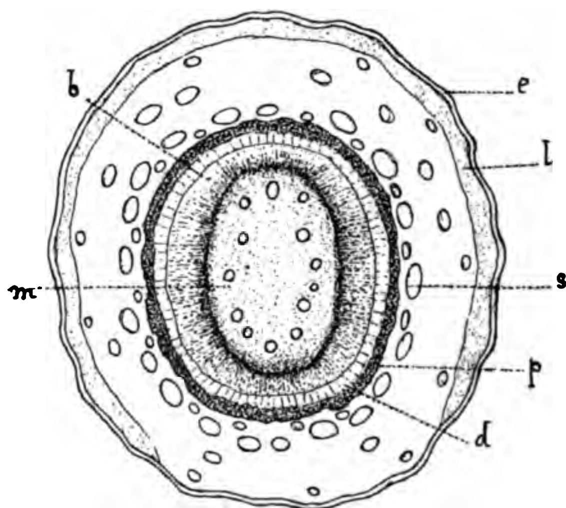


Fig. 17. — Coupe transversale schématique d'un rameau de *Tsimatimia Pervillei* (forme des dunes basses de Baly). — *e*, épiderme; *l*, périderme; *s*, canal sécréteur cortical; *p*, péricycle scléreux; *d*, liber dépourvu de canaux sécréteurs; *b*, bois; *m*, moelle lignifiée, avec une rangée de canaux périphériques.

A ces formes du calcaire comparons d'autres formes provenant de terrains sédimentaires encore, et de nature variée. L'une d'elles a été recueillie sur des grès liasiques, à Maroaboala. Un rameau de 5 millimètres de diamètre (fig. 16), où un périderme *l* déjà très développé a presque complètement exfolié l'épiderme *e*, montre, dans son écorce primaire parenchymateuse, quatre rangs de canaux sécréteurs *s*, dont le diamètre croît assez régulièrement de dehors en dedans, avec pourtant quelques petits canaux profonds. Mais la moelle, entièrement lignifiée, est dépourvue de tout organe de sécrétion. On n'en voit

pas non plus dans la couche libérienne pourtant déjà épaisse.

L'amoindrissement de l'appareil sécréteur,est donc plus marqué dans cette forme des grès liasiques que dans les formes du calcaire, puisque cet appareil se réduit aux seuls canaux sécréteurs corticaux.

Une autre forme, recueillie dans un bois à sol sablonneux, nous fournit un jeune rameau de l'année où l'écorce étroite ne possède que deux rangées très régulières de canaux : l'une externe à canaux très espacés, étroits, l'autre profonde pourvue de canaux plus nombreux et quatre fois plus larges. En tout, on compte 20 canaux corticaux. Dans la moelle sclérifiée, il n'y a que deux canaux. Le liber en est dépourvu.

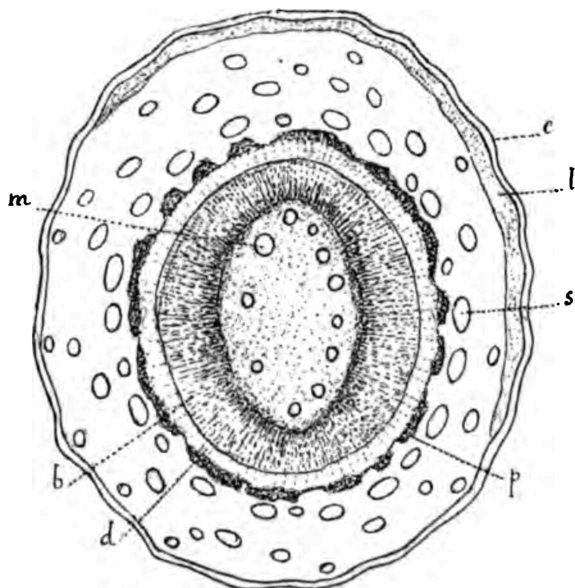


Fig. 18. — Coupe transversale schématique d'un rameau de *Tsimatimia Pervillei* (forme d'un bois caillouteux de Maroaboala). — *e*, épiderme; *l*, périderme ; *s*, canal sécréteur cortical; *p*, péricycle scléreux; *d*, liber dépourvu de canaux sécréteurs ; *b*, bois ; *m*, moelle lignifiée, avec une rangée de canaux périphériques.

Une autre forme encore a été récoltée à Baly, sur des dunes basses, près de la mer. L'écorce (fig. 17), protégée par un périderme *l* sur une partie de sa périphérie, et dont le parenchyme est parsemé de cellules scléreuses à parois épaisses, contient quatre rangs de canaux sécréteurs *s*; les deux rangs internes sont composés des canaux les plus larges, alternant assez régulièrement avec des canaux plus petits. La moelle est sclérifiée et contient douze canaux sécréteurs de faible diamètre, tous placés à la périphérie. Le liber n'en présente aucun.

Quelques-uns de ces canaux médullaires se prolongent dans le pétiole, où le parenchyme médullaire de la méristèle en renferme trois; mais la région correspondante de la nervure médiane n'en offre aucun. La partie corticale du pétiole et de la nervure en possède un nombre relativement élevé; mais dans le mésophylle supérieur et inférieur ces organes sont très clairsemés.

Voici enfin une forme rencontrée dans un bois à sol caillouteux de Maroaboala, à 60 mètres d'altitude. Dans un rameau de 4 millimètres de diamètre, on trouve (fig. 18) : à l'intérieur de

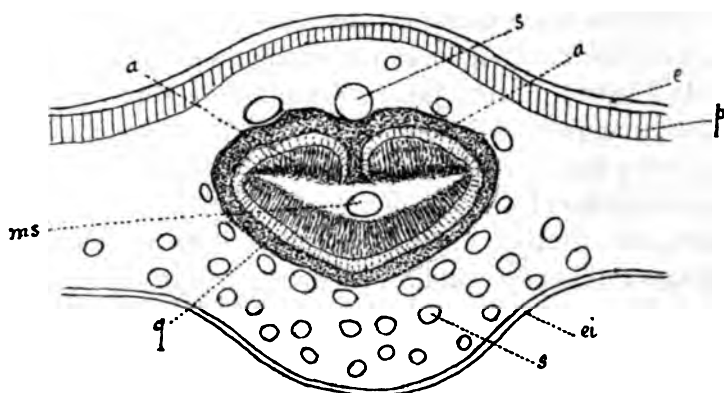


Fig. 19. — Coupe transversale schématique de la nervure médiane de la feuille de *Tsimatimia Pervillei* (forme du bois caillouteux de Maroaboala). — *e*, épiderme supérieur; *ei*, épiderme inférieur; *p*, tissu palissadique; *ss*, canaux sécréteurs corticaux; *q*, gaine fibreuse péricyclique de la méristèle; *a*, arc libéroligneux; *ms*, canal sécréteur médullaire central.

l'écorce, trois ou quatre rangées de canaux sécréteurs *s* qui, relativement à ce que l'on observe dans les exemples précédents, sont à la fois nombreux et larges. La moelle *m*, elliptique, sclérifiée, est pourvue encore de 11 ou 12 canaux de diamètre variable, situés à la périphérie. Mais le liber secondaire, très épais déjà, pourtant, n'a encore formé aucun organe de sécrétion.

Cependant, dans ce dernier cas, l'action de ce sol caillouteux s'est exercée d'une manière plus favorable sur la sécrétion résineuse; aussi l'appareil sécréteur primaire tout au moins, cortical et médullaire, est mieux représenté que dans les formes précédentes. Ce fait a une répercussion remarquable sur la com-

position de l'appareil sécréteur de la feuille. Dans le pétiole, on trouve à l'intérieur de l'arc libéroligneux, dans le conjonctif médullaire de la méristèle, cinq gros canaux sécréteurs, prolongements des canaux de la moelle de la tige ; de plus, l'un d'eux se continue dans le limbe, où il apparaît au centre de la méristèle principale (fig. 19, *ms*). Les canaux corticaux se prolongent également en assez grand nombre dans l'écorce du pétiole, de la nervure et dans le mésophylle, avec leur disposition habituelle.

En résumé, on voit que l'influence de tous ces terrains sédimentaires se manifeste par une réduction, à des degrés variables, du nombre et des dimensions des canaux sécréteurs de la tige et de la feuille. Parmi les organes sécréteurs primaires de la tige, ceux de l'écorce ne font jamais défaut, mais ceux de la moelle peuvent manquer. Aussi, comme ce sont surtout ces canaux médullaires qui se réduisent le plus et tendent à disparaître, leur prolongement dans le pétiole et surtout dans la nervure médiane du limbe constitue l'exception. Quant aux canaux sécréteurs du liber secondaire, leur apparition est sans doute généralement très tardive dans ces formes ; aussi les rameaux de deux ans en sont encore le plus souvent dénués.

Nous venons de voir que, dans certaines de ces formes, la moelle peut être complètement privée de canaux sécréteurs. Mais il y a mieux. Nous avons pu observer un cas où, dans un même rameau, le nombre des canaux sécréteurs de la moelle variait dans les divers entre-nœuds, et, dans l'un de ceux-ci, on ne voyait aucun canal médullaire. Il s'agit d'une forme récoltée sur les bords du Bemarivo, en terrain malheureusement indéterminé, mais dont l'action a eu pour effet de réduire d'une manière générale tout l'appareil sécréteur primaire cortical et médullaire ; par contre, les canaux du liber secondaire étaient relativement précoces et il s'en était différencié à la périphérie même de cette zone. Dans la région médullaire et à sa périphérie, on observait : dans le deuxième entre-nœud du rameau, 9 canaux sécréteurs ; dans le quatrième entre-nœud, 12 canaux ; dans le onzième entre-nœud, 13 canaux ; et enfin dans le quatorzième entre-nœud, à la base du rameau, il n'y avait aucun canal dans la moelle. Ces observations sont intéressantes surtout

en ce qu'elles montrent que les organes de la moelle ne sont que de courts canaux sécréteurs qui appartiennent à l'entre-nœud considéré et de là passent, en partie, dans la feuille. On voit que leur variation numérique daus les entre-nœuds successifs peut être considérable.

Formes des terrains primitifs. — Une première forme a été recueillie dans un bois humide, à Firingalava, sur le gneiss. Un rameau (fig. 20), à section ovale, ayant 6 millimètres sur 5 millimètres dans ses deux dimensions, est protégé par un épiderme à cuticule épaisse *e* et ne présente pas encore de formations péridermiques. L'écorce *c* contient cinq ou six rangs de canaux sécréteurs dont le diamètre va croissant de dehors en dedans; les plus larges *s* occupent d'une manière générale la partie profonde de la région corticale. Cependant la dernière rangée interne se compose souvent de canaux deux ou trois fois plus étroits que ceux qui les précèdent; ils ne sont séparés du péricycle que par deux ou trois assises de cellules corticales. Ces organes sont très nombreux dans toute l'écorce, qui en est comme criblée.

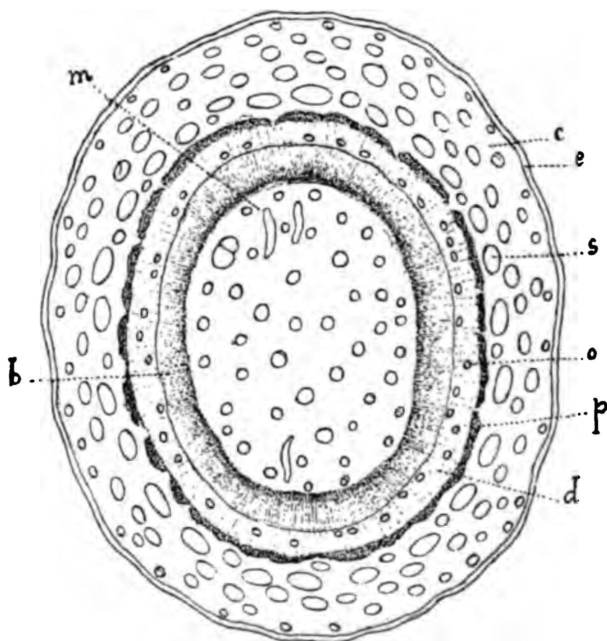


Fig. 20. — Coupe transversale schématique d'un rameau de *Tsimatimia Pervillei* (forme du gneiss de Firingalava). — *e*, épiderme ; *c*, écorce ; *s*, canal sécréteur cortical ; *p*, péricycle scléreux ; *d*, liber pourvu de canaux sécréteurs ; *b*, bois ; *m*, moelle parenchymateuse, avec nombreux canaux sécréteurs, parfois anastomosés ou dirigés obliquement.

L'appareil sécréteur primaire comprend, en outre, les canaux

de la moelle. Cette région médullaire *m* est ici très large, parenchymateuse, sauf une étroite bordure sclérifiée à la face interne du bois. On y voit disséminés de 30 à 40 canaux sécréteurs, de diamètre variable, dont quelques-uns sont sectionnés très obliquement, ce qui indique qu'ils s'inclinent pour sortir de la moelle et sont destinés à la feuille ; les anastomoses sont assez fréquentes.

Enfin, dans le liber secondaire, on observe deux cercles de petits canaux sécréteurs irrégulièrement espacés (fig. 20, *o*), au

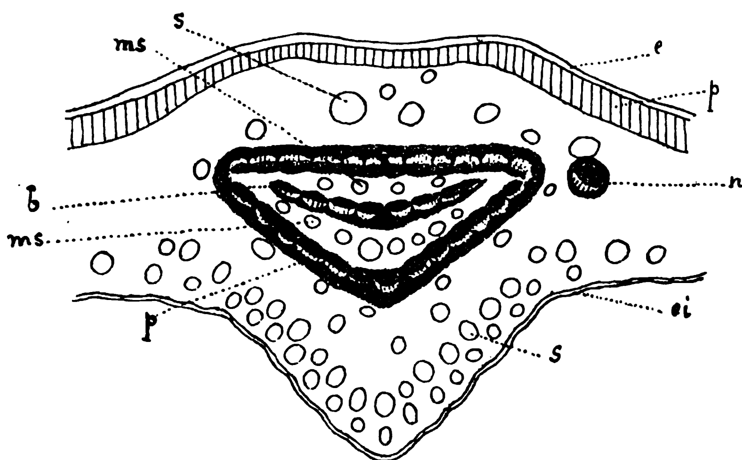


Fig. 21. — Coupe transversale schématique de la nervure médiane d'une feuille de *Tsimatimia Pervillei* (forme du gneiss de Firingalava). — *e*, épiderme ; *p*, tissu palissadique ; *ei*, épiderme inférieur ; *ss*, canaux corticaux ; *p*, péricycle fibreux de la méristèle ; *b*, double bande libéroligneuse de la base de la méristèle triangulaire ; *ms*, canaux sécréteurs médullaires de la méristèle.

nombre de 20 à 30 environ, et dont les premiers se sont différenciés de façon précoce dans les premières assises de la couche libérienne secondaire, immédiatement en dedans du liber primaire.

Dans la feuille, le développement de l'appareil sécréteur est en corrélation avec celui constaté dans le rameau. La large méristèle principale (fig. 21) qui occupe le centre de la nervure médiane renferme dans son conjonctif médullaire 12 canaux sécréteurs *ms* : 8 situés dans la concavité de la partie inférieure de l'arc libéroligneux, et 4 entre les couches libéroligneuses à orientation inverse de la partie supérieure. En outre, la région corticale de la nervure est, comme celle de la tige, criblée de

canaux sécréteurs *ss* disposés sur deux rangs dans sa partie supérieure, et sur quatre rangs dans sa partie inférieure. Enfin, dans le mésophylle, les canaux sécréteurs sont nombreux et répartis, comme à l'ordinaire, en deux rangées : l'une dans le mésophylle supérieur, où les canaux sont souvent superposés aux nervures et se ramifient avec elles; l'autre dans le mésophylle inférieur, où ces organes sont en général isolés dans le tissu lacuneux.

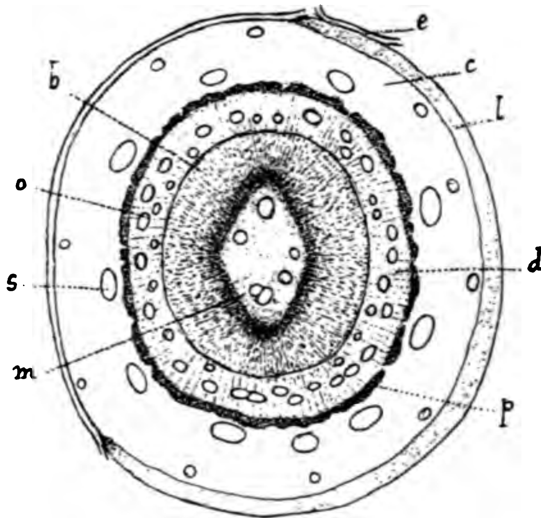


Fig. 22. — Coupe transversale schématique d'un rameau du *Tsimatimia pedicellata* (forme du gneiss). — *e*, épiderme en grande partie exfolié par le périderme *l* ; *s*, canal cortical ; *p*, péricycle scléreux ; *d*, liber, avec nombreux et larges canaux sécréteurs ; *b*, bois ; *m*, moelle lignifiée, avec canaux sécréteurs périphériques.

Une autre forme de la même espèce provient des schistes cristallins d'Ampombosihanaka. Le développement de son appareil sécréteur primaire est, à peu de chose près, semblable à celui de la forme précédente. Dans un rameau de l'année, aussi bien que dans un rameau de deux ans, il n'existe encore aucun périderme en dedans de l'assise épidermique à cuticule très épaisse. L'écorce renferme cinq ou six rangs de canaux sécréteurs, dont les plus larges occupent, en grand nombre, sa région moyenne et surtout sa partie profonde.

La moelle, très large, d'ailleurs en voie de lignification dans le rameau de deux ans, contient environ 40 canaux sécréteurs disséminés dans tout le parenchyme médullaire.

Mais il ne s'est encore différencié aucun organe sécréteur dans le liber secondaire. Comme la couche libérienne a ici la même épaisseur que dans la forme du gneiss, il faut en con-

clure que la formation des canaux secondaires est plus tardive dans la forme des schistes cristallins.

Le développement de l'appareil sécréteur de la feuille correspond à celui de la tige. Dans le pétiole, on observe 20 canaux sécréteurs dans le conjonctif médullaire de la méristèle. La région corticale en contient aussi de très nombreux disposés sur cinq ou six rangs. D'autre part, à l'intérieur de la méristèle principale de la nervure médiane, on compte encore 6 canaux, et la région corticale elle-même, comme celle du pétiole, en est abondamment pourvue ; leur nombre est pourtant relativement moindre dans le mésophylle.

En résumé, dans cette série des formes du *T. Pervillei* provenant des terrains primitifs, le développement de l'appareil sécréteur consiste essentiellement dans l'augmentation considérable du nombre des organes sécréteurs primaires de l'écorce et de la moelle : celle-ci en contient dans toute son étendue et non plus seulement à sa périphérie, comme dans les formes des terrains sédimentaires. Quant aux canaux du liber secondaire, ils se constituent toujours en grand nombre ; mais leur apparition, précoce dans la forme du gneiss, est plus tardive dans celle des schistes cristallins.

En étudiant maintenant la seconde espèce du genre *Tsimatimia*, nous allons voir le développement de l'appareil de sécrétion se manifester d'une manière bien différente. Et ce sera une nouvelle modalité du phénomène que nous signalons.

APPAREIL SÉCRÉTEUR DU *TSIMATIMIA PEDICELLATA*

C'est encore du gneiss de l'Ankazina que provient le *T. pedicellata*. L'examen d'un jeune rameau de l'année nous montra tout d'abord des particularités intéressantes. L'appareil sécréteur primaire cortical et médullaire est relativement réduit. Dans ces deux parenchymes, où se trouvent çà et là des groupes de larges cellules scléreuses à parois plus ou moins épaisses, on observe seulement deux rangs de canaux sécréteurs. Le rang externe est constitué par des organes très étroits et espacés ; le rang interne, situé dans la zone la plus profonde, se compose de larges canaux au nombre de 18. D'autre part, dans la moelle

elliptique, déjà sclérifiée, on ne compte que 3 à 4 canaux, placés vers les extrémités de l'ellipse. Mais, fait remarquable, un rang de 4 canaux s'est déjà différencié dans la faible couche de liber secondaire rejeté en dehors par l'assise génératrice libéroligneuse. La formation de ces organes libériens d'origine secondaire est donc ici d'une précocité très particulière.

L'observation d'un rameau de deux ans est du reste tout à fait significative à cet égard (fig. 22). Dans l'écorce primaire étroite, protégée ici par le périderme, et où abondent les paquets d'éléments scléreux, on trouve les canaux sécréteurs toujours en nombre restreint, et plus espacés encore les uns des autres par suite de l'accroissement tangentiel de l'écorce, dont les éléments se cloisonnent activement dans le sens radial.

La moelle, très étroite également, en grande partie sclérifiée, renferme 6 canaux situés à sa périphérie.

Mais si les organes de sécrétion primaires ont, dans cette espèce, une faible importance, par contre, tout l'appareil sécréteur libérien secondaire acquiert un développement que nous n'avons pas encore rencontré à ce degré. On voit, en effet, dans le liber secondaire, des canaux sécréteurs, en grand nombre *o* disposés assez irrégulièrement sur trois rangs, mais très rapprochés les uns des autres, et fréquemment anastomosés dans le sens tangentiel. On peut donc dire que ce liber secondaire est ici parcouru par trois réseaux successifs de canaux sécréteurs.

Il résulte de ces descriptions que : dans le *Ts. Pervillei*, le développement de l'appareil sécréteur, dans les formes du gneiss et des schistes cristallins, a lieu surtout par l'accroissement du nombre des organes de sécrétion primaires et, à un degré moindre, par la différenciation d'un nombre relativement élevé de canaux libériens secondaires ; tandis que le développement de l'appareil sécréteur du *Ts. pedicellata*, provenant du gneiss, se manifeste essentiellement par une augmentation remarquable et très particulière du nombre des organes de sécrétion différenciés dans le liber secondaire.

Ce sont, à ce point de vue, deux modalités toutes différentes

du même phénomène et caractéristiques des deux espèces, jusqu'ici connues, de ce genre.

D'ailleurs, cette manière d'être de l'appareil sécréteur du *Ts. pedicellata* n'est pas sans analogie avec ce que nous allons constater dans le genre suivant.

Genre **SYMPHONIA**

Les deux espèces de ce genre, que nous avons étudiées, proviennent du gneiss et de localités sèches ; mais l'une, *Symphonia nectarifera* Jum. et Perr., ne dépasse pas 1 200 mètres d'altitude ; tandis que l'autre, *Symphonia clusioides* Baker, se tient entre 1400-1700 mètres. Chacune de ces espèces mérite une description particulière.

Symphonia nectarifera Jum. et Perr.

Tige. — Un rameau de 4 millimètres de diamètre (fig. 23) est recouvert d'un épiderme composé de petites cellules pourvues d'une cuticule peu épaisse. Il n'y a pas de périderme. Mais on trouve à la périphérie de l'écorce (fig. 24), et séparée de l'épiderme *e* par deux ou trois assises un peu collenchymateuses *c*, une couche discontinue de cellules scléreuses, polygonales, allongées radialement, à parois épaisses et ponctuées (fig. 24, *o*) qui prennent naissance par cloisonnements des cellules corticales *i*, allongement radial et lignification des éléments qui en proviennent. Il faut admettre que c'est là un tissu de protection.

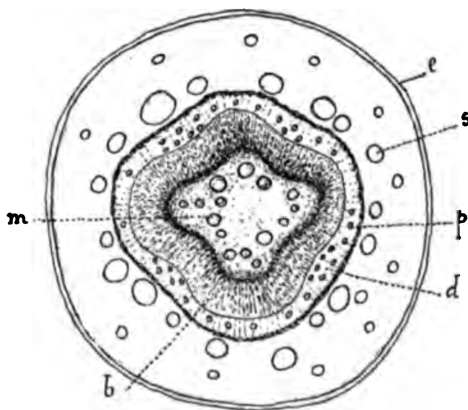


Fig. 23. — Coupe transversale schématique d'un rameau de *Symphonia nectarifora*. — *e*, épiderme ; *s*, canal cortical ; *p*, péricycle fibreux ; *d*, liber et canaux sécréteurs libériens ; *b*, bois ; *m*, moelle lignifiée et canaux sécréteurs périphériques.

une sorte de périderme irrégulier, anormal, qui se constitue avant le périderme proprement dit.

Tout le reste de l'écorce est parenchymateux et dépourvu de cristaux d'oxalate de calcium. On y observe (fig. 23) de nombreux canaux sécréteurs *s* disséminés dans toute la région corticale située en dedans de la couche scléreuse dont il vient d'être question. Ces canaux, groupés en certains points, plus rares en d'autres, sont de diamètre très variable : les plus larges, qui occupent la partie moyenne ou la région profonde de l'écorce, ont de 6 à 7 fois le diamètre des plus petits.

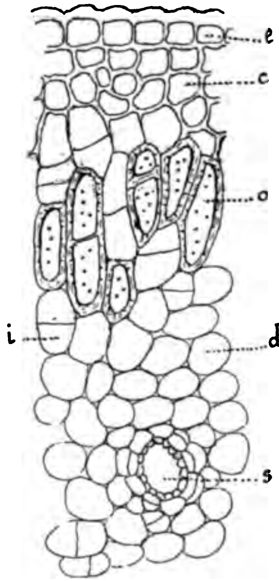


Fig. 24. — Coupe transversale de la partie corticale externe d'un rameau de *Symphonia nectarifera*. — *e*, épiderme : *c*, couche collenchymateuse ; *o*, couche à grandes cellules scléreuses : *i*, cellule cloisonnée avant la sclérification : *d*, écorce ; *s*, canal sécréteur cortical.

L'endoderme n'est pas distinct. Le péricycle affecte la forme d'un anneau scléreux, rompu en quelques points par suite de l'accroissement diamétral de la stèle ; il est formé de petites fibres verticales à parois très épaisses, accompagnées çà et là de quelques cellules lignifiées allongées tangentiellement. Mais celles-ci n'ont pas, dans la constitution de ce péricycle scléreux, l'importance signalée dans les *Rheedia* et *Tsimatimia*.

La couche libéroligneuse sous-jacente au péricycle a, de même que celui-ci, un contour polygonal irrégulier, comme d'ailleurs la moelle elle-même, qu'elle circonscrit.

La zone libérienne (fig. 23, *d*) offre un peu plus d'épaisseur au niveau des faces légèrement concaves du polygone qu'aux angles d'ailleurs arrondis. Elle renferme une double rangée de canaux sécréteurs libériens secondaires : la rangée externe est presque continue, complète, formée de canaux étroits, parfois espacés régulièrement ; la rangée interne, au contraire, est en voie de formation, elle n'est représentée que par les canaux différenciés dans les endroits où le liber secondaire

atteint sa plus grande largeur, c'est-à-dire vis-à-vis des faces concaves du bois.

La couche ligneuse ne présente rien de particulier. La moelle, à contour polygonal irrégulier, est sclérifiée et pourvue à sa périphérie de 15 canaux sécréteurs de diamètre variable, mais dont quelques-uns sont très larges.

Il est à noter que tous les organes sécréteurs de la plante, primaires et secondaires, sont remplis constamment de matière résineuse.

Au point de vue de leur structure particulière, on peut encore faire remarquer que les canaux sécréteurs de cette espèce possèdent une assise de bordure à éléments très petits; de plus, cette assise bordante, du moins dans l'écorce parenchymateuse, est doublée extérieurement d'une rangée d'éléments allongés et cloisonnés tangentiellement (fig. 24, *s*).

Feuille. — Le limbe est peu renflé au niveau de la nervure médiane. Celle-ci présente en son centre une méristèle principale protégée par une gaine péricyclique fibreuse, épaisse, avec un arc libéroligneux fermé, doublement recourbé à ses extrémités. Le conjonctif médullaire de cette méristèle est lignifié, et dépourvu de tout organe sécréteur. La région corticale, différenciée supérieurement en tissu palissadique, contient une rangée de larges canaux sécréteurs, tous accolés à la gaine fibreuse péricyclique.

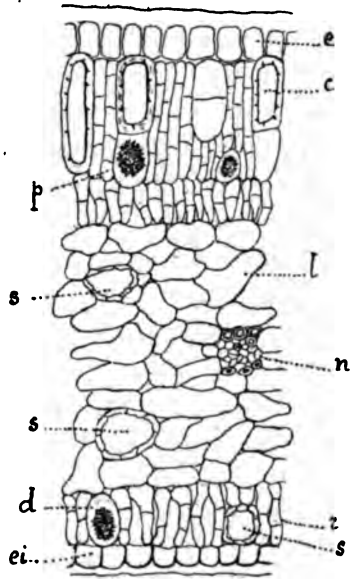


Fig. 25. — Coupe transversale du limbe de la feuille de *Symphonia nectarifera*. — *e*, épiderme supérieur : *p*, tissu palissadique ; *c*, grandes cellules scléreuses ou oxalifères de la couche palissadique ; *l*, couche lacuneuse ; *n*, nervure ; *ei*, épiderme inférieur ; *r*, assise palissadiforme inférieure ; *d*, cellule à cristal d'oxalate de calcium ; *ss*, canaux sécréteurs.

Entre les deux épidermes, dont le supérieur est pourvu d'une cuticule très épaisse, s'étend le mésophylle qui est subcentrique (fig. 25). Le tissu palissadique supérieur *p* très différencié occupe un peu plus du tiers de l'épaisseur du

mésophylle. Il comprend, en somme, deux assises : la première palissade, sous-épidermique, a ses éléments très allongés verticalement et cloisonnés transversalement. A ces éléments palissadiques parenchymateux sont associées de grosses cellules scléreuses *c* dont l'origine est la suivante : certaines cellules de la première palissade, tout en s'allongeant perpendiculairement à l'épiderme, élargissent leur diamètre transversal, et parfois se sclérifient tout entières. Mais le plus souvent, après s'être agrandies, elles se divisent en une ou deux cloisons transversales, et alors un ou deux seulement des éléments qui en résultent, les plus voisins de l'épiderme, prennent des parois épaisses et lignifiées ; l'autre ou les autres conservent leur membrane cellulosique, et se remplissent de gros cristaux en oursins d'oxalate de calcium. Mais les grandes cellules oxalifères que l'on observe dans le tissu palissadique peuvent se différencier directement sans division, ou bien encore après un seul cloisonnement, qui donne deux larges cellules superposées remplies chacune d'une grosse macle sphérique.

La seconde assise palissadique, moins haute que la précédente de moitié ou du tiers, est tout entière parenchymateuse et aussi cloisonnée transversalement.

Le tissu lacuneux *l* à cellules rameuses ou irrégulières allongées horizontalement, se termine inférieurement par une assise d'éléments *r* à membrane mince, sous-épidermiques, dressés verticalement, palissadiformes ; ce qui donne bien au mésophylle un caractère subcentrique très net.

Les canaux sécréteurs *s*, nombreux, anastomosés, remplis d'un contenu brunâtre, sont répartis dans tout le mésophylle. Les nervures *n* isolées dans le mésophylle sont parfois accompagnées de deux de ces canaux, l'un superposé, l'autre sous-jacent, qui les suivent dans leurs ramifications.

Symphonia clusioides Baker.

Tige. — Le rameau que nous allons décrire a 3 millimètres de diamètre (fig. 26). Le périderme cortical s'est formé sur une partie de sa surface, en dehors de la couche scléreuse qui existe ici, comme dans l'espèce précédente (fig. 24), mais

beaucoup moins développée; ce qui explique, dans une certaine mesure, l'apparition plus précoce des formations péridermiques.

L'écorce parenchymateuse contient un nombre relativement peu élevé de canaux sécréteurs (fig. 26, *s*), dont le diamètre moyen est, en outre, moindre que dans l'espèce précédente; ils sont irrégulièrement disséminés dans l'écorce.

L'anneau péricyclique fibreux *p* est rompu en plusieurs points; les groupes interposés de grandes cellules scléreuses allongées tangentiellement sont ici plus nombreux et prennent une part plus grande à la constitution de ce péricycle.

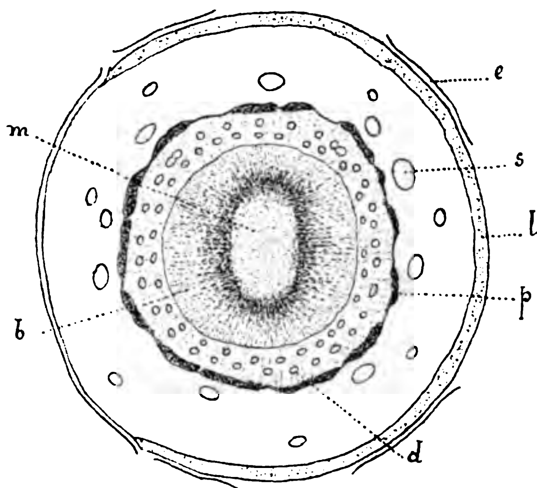


Fig. 26. — Coupe transversale schématique d'un rameau de *Symphonia clusioides*. — *e*, épiderme, en partie exfolié ; *l*, périderme ; *s*, canal sécréteur cortical ; *p*, péricycle scléreux ; *d*, liber et canaux sécréteurs libériens ; *b*, bois ; *m*, moelle lignifiée, dépourvue d'organes sécréteurs.

La zone libérienne secondaire sous-jacente *d* contient deux cercles nettement concentriques de nombreux petits canaux sécréteurs placés côte à côte, régulièrement espacés dans chacun des cercles, et remplis pour la plupart d'un contenu résineux jaunâtre. D'après cette disposition, il paraît se former dans le liber secondaire une rangée circulaire de canaux sécréteurs par année.

Par contre, la moelle *m* très réduite, scléreuse, est dépourvue de tout organe sécréteur.

Feuille. — La nervure médiane (fig. 27) correspond, non pas à une côte inférieure saillante, comme c'est le cas habituel, mais à une double dépression du limbe, toutefois plus accentuée à la face supérieure.

La méristèle principale, aplatie, à section allongée transversalement, est entourée d'une gaine péricyclique scléreuse,

épaisse; son conjonctif central lignifié ne renferme aucun organe sécréteur.

La région corticale est différenciée en un tissu palissadique supérieur; elle présente, en outre, dans son parenchyme : en haut 3 canaux sécréteurs dont un médian *s* dans l'échancrure médiane de la gaine péricyclique de la méristèle, et, en bas, 9 canaux dont les 4 plus larges accolés à cette même gaine, les autres, étroits, au voisinage de l'épiderme inférieur.

L'épiderme supérieur, plus développé que l'assise épidermique inférieure, est formé de grandes cellules rectangulaires recouvertes d'une cuticule épaisse (fig. 28, *e*).

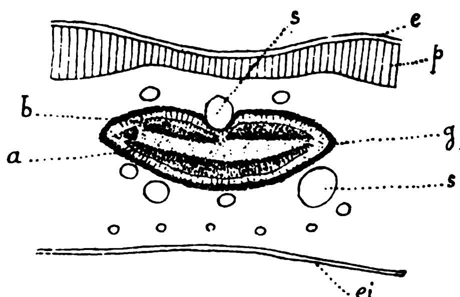


Fig. 27. — Coupe transversale schématique de la nervure médiane de la feuille de *Symphonia clusioides*. — *e*, épiderme supérieur ; *ei*, épiderme inférieur ; *p*, couche palissadique ; *g*, gaine fibreuse péricyclique de la méristèle ; *a* et *b*, liber et bois de l'arc libéroligneux; *ss*, canaux sécréteurs corticaux.

Le mésophylle est plus nettement subcentrique encore que dans l'espèce précédente. Le tissu palissadique occupe la moitié environ de l'épaisseur totale de ce mésophylle (fig. 28). Il ne comprend, en réalité, que deux assises. La palissade supérieure est constituée par de longues cellules perpendiculaires à l'épiderme et divisées par 3 ou 4 cloisons transversales. Il en résulte des sortes de longues cellules articulées *p*, serrées les unes contre les autres. Au milieu de ces éléments palissadiques parenchymateux et parallèlement à leur direction, on observe de nombreuses cellules scléreuses en forme d'épingles, à parois lignifiées, épaisses, à tête renflée supérieure directement appuyée contre l'épiderme supérieur. Elles proviennent de la sclérification de cellules palissadiques avant que les cloisonnements ne s'y produisent; elles sont alors simples et de même longueur que les éléments parenchymateux de la palissade. Mais parfois une ou deux divisions transversales ont lieu avant la sclérification; et alors il peut se faire que la ou les cellules supérieures épaississent seules leur membrane; d'où pro-

duction de cellules scléreuses courtes *d* à extrémité inférieure tronquée.

La seconde assise palissadique est formée de cellules ayant le quart environ de la hauteur des éléments de l'assise précédente; elles sont également divisées par une ou deux cloisons transversales.

Le tissu lacuneux est constitué par des cellules rameuses limitant des lacunes régulières, arrondies ou ovales; il s'étend jusqu'à l'assise palissadiforme inférieure *r*, très bien différenciée avec ses cellules dressées verticalement et cloisonnées dans le sens transversal.

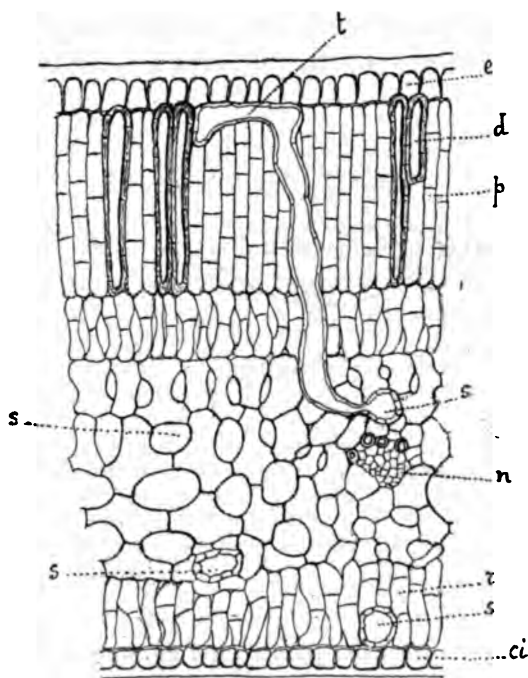


Fig. 28. — Coupe transversale du limbe de la feuille de *Symphonia clusioides*. — *s*, épiderme supérieur; *ei*, épiderme inférieur; *p*, couche palissadique supérieure; *d*, cellules scléreuses; *ss*, canaux sécréteurs; *t*, diverticule sécréteur terminé en ampoule; *n*, nervure; *r*, assise palissadiforme inférieure; *s*, parenchyme lacuneux.

De nombreux canaux sécréteurs *s* sont disséminés dans le mésophylle. Beaucoup d'entre eux sont superposés aux nervures *n* qu'ils accompagnent; on en voit également qui sont sous-jacents aux nervures et qui s'inclinent dans la même direction qu'elles. Bon nombre de ces organes de sécrétion sont isolés au milieu du tissu lacuneux; mais quelques-uns sont situés dans le tissu palissadiforme, immédiatement sous l'épiderme inférieur *ei*. Il convient pourtant de ne pas les confondre avec les larges chambres sous-stomatiques très fréquentes, qui correspondent aux nombreux stomates de cette face de la feuille.

Les canaux sécréteurs superposés aux nervures présentent une disposition que nous n'avons rencontrée que dans cette espèce. Ils émettent, çà et là, des ramifications (fig. 28, *t*) qui, au lieu d'accompagner les nervures, se dressent verticalement, pour pénétrer dans le tissu palissadique; puis, parvenus au niveau de l'épiderme supérieur *e*, ces courts organes sécréteurs s'inclinent pour s'appliquer contre la face épidermique interne, effectuent ainsi un certain trajet en s'insinuant entre les cellules de la palissade, et finalement se terminent en une ampoule, qui s'appuie contre les cellules scléreuses de cette région. Il est d'autant plus facile d'observer le parcours de ces sortes de diverticules des canaux sécréteurs qu'ils sont remplis en partie d'un contenu résineux vert brunâtre.

En résumé, de ces deux espèces de *Symphonia*, toutes deux du gneiss et de localités sèches, il en est une, *S. clusioides*, qui a son appareil sécréteur primaire manifestement moins développé que l'autre; cette insuffisance des organes primaires de la tige est, il est vrai, compensée par la différenciation régulière de nombreux canaux sécréteurs dans le liber secondaire. Ce qui n'est pas sans analogie avec ce que nous avons observé dans le *Tsimatimia pedicellata*. Mais ces mêmes canaux libériens se forment d'une manière aussi précoce et aussi régulière dans le *S. nectarifera* qui possède, en somme, un appareil sécréteur plus développé, dans son ensemble, que l'espèce voisine.

Or, toutes les conditions de milieu sont les mêmes pour ces deux plantes, sauf l'altitude; on est donc amené à supposer, d'après les différences d'altitude signalées au début, que, toutes choses égales d'ailleurs, l'activité de la sécrétion résineuse diminue à mesure que l'altitude s'élève.

Mais ce fait ne pourrait nécessairement être confirmé et bien établi que par des observations plus nombreuses.

Genre OCHROCARPUS

« Le genre *Ochrocarpus*, dit J. Vesque, dans sa Monographie des Guttifères, est très mal connu. » Aussi voyons-nous un réel intérêt à étudier avec quelques détails les espèces que nous

possédons : *Ochrocarpus eugenioides* Pl. et Tr. ; *O. angustifolius* Pl. et Tr. ; *O. sanguineus* Jum. et Perr.

Ochrocarpus eugenioides Pl. et Tr.

Cette espèce est représentée par une seule forme provenant du gneiss.

Tige. — Un rameau de 4 millimètres de diamètre est protégé, sur une partie de sa surface, par un épiderme à cuticule peu épaisse, et, ailleurs, par un périderme sous-épidermique, avec six assises subéreuses. Le parenchyme cortical sous-jacent est un peu collenchymateux dans sa région externe ; on y observe, outre de gros cristaux maclés d'oxalate de calcium, des cellules scléreuses parfois volumineuses, à parois extrêmement épaisses traversées par des ponctuations canaliculées. Les canaux sécréteurs qui parcourent cette écorce sont peu nombreux, tous très étroits, espacés les uns des autres, sur deux rangs.

Le cercle péricyclique scléreux est formé de fibres très épaisses, à lumière punctiforme ; rompue çà et là, sa continuité a été rétablie en ces points par des groupes de grosses cellules lignifiées, allongées tangentiellement.

La couche libéroligneuse a un aspect elliptique, comme la moelle qu'elle circonscrit. La zone libérienne est notablement plus épaisse sur les faces latérales de l'ellipse qu'à ses deux extrémités. On y trouve, dans les parties les plus larges, trois rangées de canaux sécréteurs : la première comprend les canaux, peu nombreux d'ailleurs, différenciés dans le liber primaire ; les deux autres se composent de larges canaux, parfois anastomosés dans le sens tangentiel, qui se sont constitués dans le liber secondaire.

Le bois, très fibreux par places, est ailleurs moins dense, avec de larges vaisseaux en grand nombre.

La moelle, en forme d'ellipse allongée, est, en grande partie, encore parenchymateuse, mais en voie de sclérification. Elle contient plus de 20 canaux sécréteurs disséminés dans toute sa masse.

Au point de vue de leur structure particulière, on peut noter que les canaux sécréteurs de cet *Ochrocarpus* sont limités par une assise de bordure à éléments très petits, doublée extérieu-

rement d'une rangée de cellules distinctes par leur allongement tangentiel et parfois cloisonnées. Cette particularité donne à ces organes un peu l'aspect de ceux des *Symphonia*.

Feuille. — Le pétiole offre en son centre deux arcs libéroligneux superposés. L'arc inférieur, le plus important, possède, dans son liber, trois petits canaux sécréteurs qui sont les prolongements de ceux de la région correspondante de la tige ; et dans sa concavité un large canal médian, qui représente, dans le pétiole, l'appareil sécréteur médullaire du rameau. La région corticale, collenchymateuse à sa périphérie, renferme de rares canaux sécréteurs, ce qui est conforme à ce que nous avons vu dans la tige.

Dans la méristèle principale de la nervure médiane, on retrouve les mêmes caractères observés dans le pétiole : en dedans d'une gaine péricyclique fibreuse, épaisse, deux arcs libéroligneux superposés; 3 canaux sécréteurs dans le liber de l'arc inférieur; et un seul large canal au centre du conjonctif médullaire sclérifié de la méristèle. Le parenchyme cortical de la nervure, différencié en un tissu palissadique supérieur, collenchymateux sous l'épiderme inférieur, ne possède que de rares canaux sécréteurs étroits.

Dans le limbe proprement dit (fig. 29), il convient d'examiner sucessivement les particularités qu'offrent les nervures et la structure du mésophylle interposé. Les nervures *n*, ainsi que l'avait constaté J. Vesque, sont, pour la plupart, rattachées aux épidermes supérieur et inférieur par du tissu mécanique. Ce tissu mécanique est surtout constitué par des fibres épaisses *f* au-dessus des nervures; il est formé au-dessous d'elles de cellules scléreuses *a*, puis parfois, plus bas, de quelques fibres encore, qui reposent sur l'épiderme inférieur. Ces lames fibreuses, associées aux nervures, constituent un réseau dont les mailles sont occupées par la partie parenchymateuse du mésophylle bifacial: le tissu palissadique, qui représente environ la moitié du mésophylle, comprend une ou deux assises de cellules *p* trois à quatre fois plus hautes que larges, et une assise sous-jacente moins différenciée, à éléments seulement un peu plus hauts que larges. A sa partie supérieure, cette couche palissadique est traversée, immédiatement sous l'épiderme, par des fibres horizontales

issues des lames fibreuses (fig. 29, *f*) superposées aux nervures.

Le tissu lacuneux *l* à cellules rameuses aboutit inférieurement à une assise palissadiforme formé d'éléments irrégulièrement rectangulaires dressés sur la face profonde de l'épiderme inférieur. Les cristaux en oursins sont nombreux dans tout le mésophylle.

Dans les mailles du réseau des nervures, et au centre du mésophylle, ainsi que l'a encore vu Vesque, se trouvent de grosses

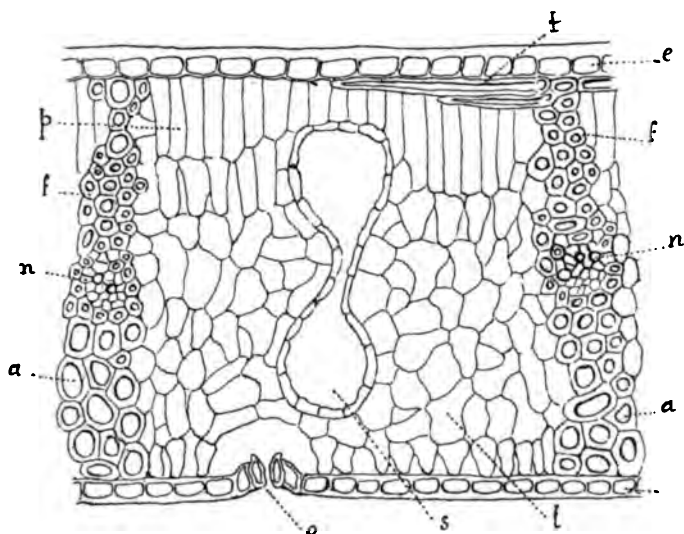


Fig. 29. — Coupe transversale du limbe de la feuille d'*Ochrocarpus engenioides*. — *e*, épiderme supérieur ; *o*, stomate de l'épiderme inférieur ; *f* et *a*, fibres et cellules lignifiées formant les lames scléreuses des nervures, *n* ; *l*, parenchyme lacuneux : *f*, fibres horizontales du tissu palissadique : *s*, deux poches sécrétrices se fusionnant.

poches sécrétrices. Ce sont ces poches qui forment les « points pellucides » qu'on aperçoit, par transparence, dans les feuilles. Mais cet auteur n'en donne pas le mode de formation. Nous pourrons bientôt, à propos de l'espèce suivante, préciser ce point particulier.

Cependant, dans notre plante, les poches sécrétrices sont peu nombreuses, et les « points pellucides » sont, en conséquence, assez rares. D'ailleurs, dans la forme examinée par Vesque, qui est l'échantillon recueilli à Nossi-Bé par Pervillé, l'appareil sécréteur de la feuille, d'après sa description (1), paraît plus

(1) *Monographie des Guttifères*, p. 524.

développé que dans notre exemplaire; car il dit que les canaux sécréteurs, qu'il appelle les « glandes canaliformes », sont très nombreux dans le parenchyme du pétiole et de la nervure, alors que nous avons, au contraire, constaté leur grande réduction numérique.

Par contre, notre forme est plus héliophile, d'où quelques différences entre notre description et celle de Vesque. Celui-ci ne signale pas les canaux libériens de l'arc libéroligneux du pétiole et de la nervure médiane, pourtant si caractéristiques.

Ajoutons que la plante que nous avons étudiée a été récoltée sur le gneiss, comme nous l'avons dit, mais à l'altitude de 800 mètres; d'où un nouveau fait indiquant la possibilité de l'influence de cette condition de milieu sur la réduction relative de l'appareil de sécrétion, portant cette fois particulièrement sur les organes corticaux de la tige, et, par suite, sur ceux de la feuille.

Ochrocarpus angustifolius Pl. et Tr.

De cette espèce nous avons trois formes : l'une, provenant de grès et schistes liasiques; et deux autres, du gneiss. Leur examen comparatif nous a permis de constater des faits intéressants.

Forme des grès et schistes liasiques. — La structure de la tige nous est fournie par un rameau de 5 millimètres (fig. 30) dont nous résumons brièvement les caractères. L'épiderme *e* à cuticule peu épaisse, et un périderme *l* partiellement formé sous l'assise épidermique, protègent l'écorce parenchymateuse, dépourvue de cristaux, et où on observe deux ou trois rangées de canaux sécréteurs étroits *s*, très espacés, qui occupent seulement les régions externe et moyenne de la couche corticale *c*. Le péricycle scléreux *p* est continu, formé de fibres associées à de grosses cellules lignifiées étirées tangentiellement.

La zone libérienne sous-jacente est large, son épaisseur égalant environ la moitié de celle de l'anneau ligneux. Le liber primaire d_1, très distinct, est complètement dépourvu de canaux sécréteurs, contrairement à une disposition qui a pu être considérée comme caractéristique du genre *Ochrocarpus*. Cependant

il existe deux rangs de canaux assez larges, mais clairsemés, dans le liber secondaire d_2.

La moelle elliptique *m*, large, sclérifiée seulement sur ses bords, mais parenchymateuse dans toute sa partie centrale, contient 23 canaux sécréteurs rangés à la périphérie, sauf un seul placé vers le centre.

Le caractère déjà signalé pour les canaux sécréteurs, à savoir

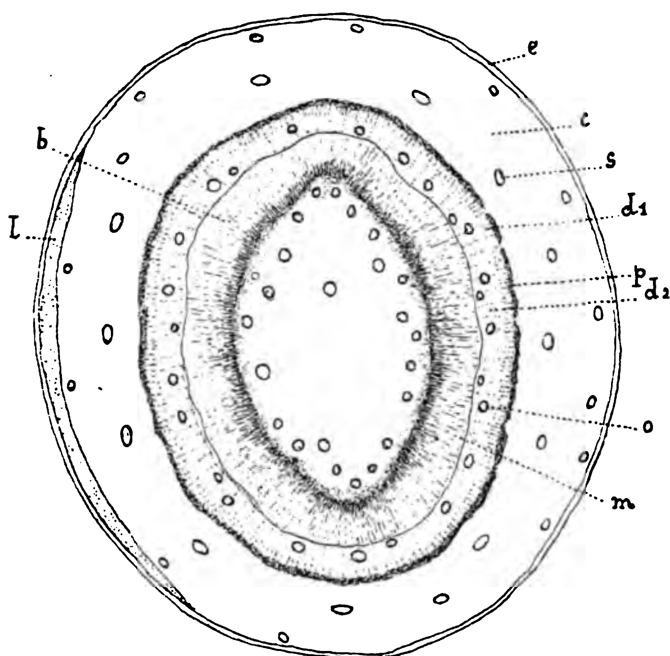


Fig. 30. — Coupe transversale schématique d'un rameau d'*Ochrocarpus angustifolius* (forme des grès et schites liasiques). — *e*, épiderme ; *c*, écorce ; *s*, canal sécréteur cortical ; *p*, péricycle ; d_1, liber primaire ; d_2, liber secondaire et canaux sécréteurs libériens ; *b*, bois ; *m*, moelle et canaux médullaires.

l'assise de bordure formé d'éléments très petits et doublée extérieurement d'une assise parenchymateuse se distinguant par la forme de ses cellules étirées tangentiellement, est très marqué dans cette espèce.

La nervure médiane de la feuille présente en son centre une méristèle dont la constitution est en corrélation avec celle de la stèle de tige. On voit bien un large canal sécréteur central dans le conjonctif médullaire de cette méristèle ; mais le liber

de l'arc libéroligneux est privé de tout organe de sécrétion. Les canaux sécréteurs sont peu nombreux, dix environ, dans la région corticale, laquelle offre une palissade supérieure faiblement différenciée.

L'absence de canaux libériens dans l'arc libéroligeux de la nervure médiane pourrait rendre douteuse la détermination générique de la plante par l'anatomie foliaire, s'il n'y avait les caractères si nets du limbe de la feuille des *Ochrocarpus*, c'est-à-dire : d'une part, nervures rattachées aux épidermes par des lames scléreuses, mais en remarquant que les fibres ont, dans cette forme, des parois peu épaisses, et que la partie des cloisons fibreuses sous-jacentes aux nervures manque même parfois; en second lieu, grandes poches sécrétrices situées au centre des mailles du réseau des nervures, dans le mésophylle, dont la structure bifaciale comprend deux assises palissadiques et un parenchyme lacuneux à cellules rectangulaires limitant des lacunes étroites. Les cristaux font défaut.

Formes du gneiss. — Leurs caractères anatomiques étant ceux que nous venons de décrire pour la forme précédente, nous nous bornerons à étudier la constitution de leur appareil sécréteur.

Une première forme, caractérisée seulement au point de vue morphologique par des feuilles ondulées sur leurs bords, offre, dans son rameau de 5 millimètres de diamètre (fig. 31) : dans l'écorce trois rangs de canaux sécréteurs *s* qui ne dépassent guère, en profondeur, la région moyenne, mais dont le diamètre est généralement beaucoup plus large que dans le cas précédent. L'appareil sécréteur primaire comprend, en outre, dans la moelle plus étroite et sclérifiée des canaux médullaires, larges aussi, au nombre de 16 à 20, dont deux médians, les autres périphériques.

Enfin la couche libérienne, dont la largeur égale la moitié de celle de l'anneau ligneux, est elle-même abondamment pourvue d'organes de sécrétion : les uns différenciés dans le liber primaire, les autres dans le liber secondaire. Ce sont des canaux à grand diamètre, au nombre de 34 au total, rapprochés les uns des autres en plusieurs points et anastomosés tangentiellement.

Une seconde forme, se distinguant morphologiquement par la brièveté de son pétiole, montre également dans son rameau

de 4 millimètres : des canaux sécréteurs corticaux larges, nombreux, s'étendant cette fois jusque dans la zone profonde de l'écorce. Dans la moelle, sclérifiée comme dans l'autre forme, mais dont les dimensions sont en même temps plus réduites, on n'observe plus que 10 canaux, de grand diamètre pourtant et répartis dans toute la masse médullaire. Enfin, dans la couche

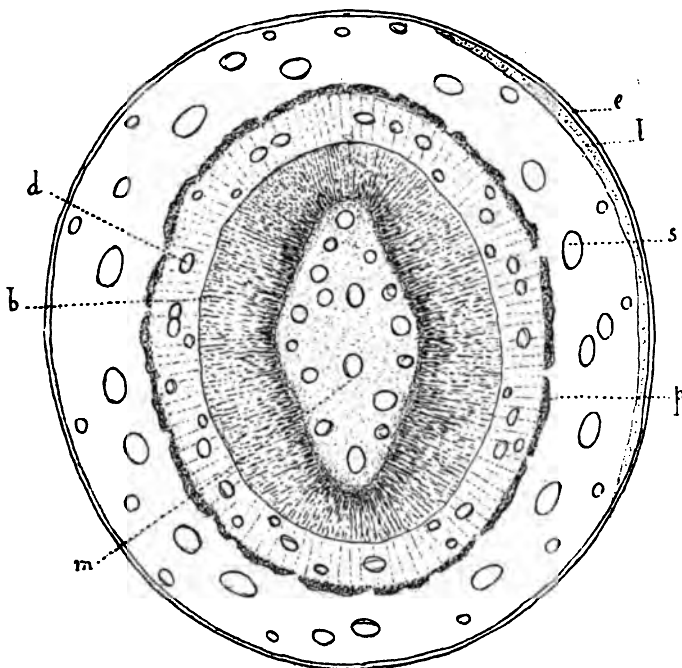


Fig. 31. — Coupe transversale schématique d'un rameau d'*Ochrocarpus angustifolius* (forme du gneiss). — *e*, épiderme; *l*, périderme; *s*, canal sécréteur cortical; *p*, péricycle scléreux ; *d*, liber primaire et secondaire, et canaux sécréteurs libériens; *b*, bois ; *m*, moelle lignifiée et canaux médullaires.

libérienne, large, sont de nombreux canaux sécréteurs, sur trois rangs : les uns dans le liber primaire, les autres dans le liber secondaire, tous très rapprochés, et anastomosés fréquemment dans le tangentiel. De plus, beaucoup de cellules de l'écorce et d'éléments du liber renferment un contenu jaune brun, de nature résineuse ; de telle sorte qu'à la sécrétion localisée aux niveaux des organes spécialisés, dans les canaux sécréteurs proprement dits, il s'ajoute, dans cette forme, une sécrétion diffuse.

Les gros cristaux maclés d'oxalate de calcium abondent dans

les régions corticale et médullaire de la première forme et dans l'écorce de la seconde ; le sclérenchyme médullaire n'en présente pas.

Ces *Ochrocarpus* du gneiss possèdent donc, en ce qui concerne la tige, un développement très remarquable de l'appareil sécréteur, dans toutes les régions anatomiques où l'on peut s'attendre à le rencontrer.

Les caractères de l'appareil sécréteur de leur feuille sont en corrélation avec ceux de la tige. Au niveau de la nervure médiane de la seconde forme, on constate, dans la méristèle (fig. 32) : de 8 à 10 canaux sécréteurs libériens *ds* en différents points de l'arc libéroligneux normal ; l'arc *a* qui lui est superposé en est dépourvu. En outre, dans le conjonctif médullaire, on observe trois ou quatre grands canaux sécréteurs, les plus larges étant médians *ms*. Dans la région corticale, à petite palissade supérieure, de 18 à 20 grands canaux sont répartis, les uns, au nombre de quatre, à la partie supérieure, et les autres *s* disséminés dans la partie inférieure.

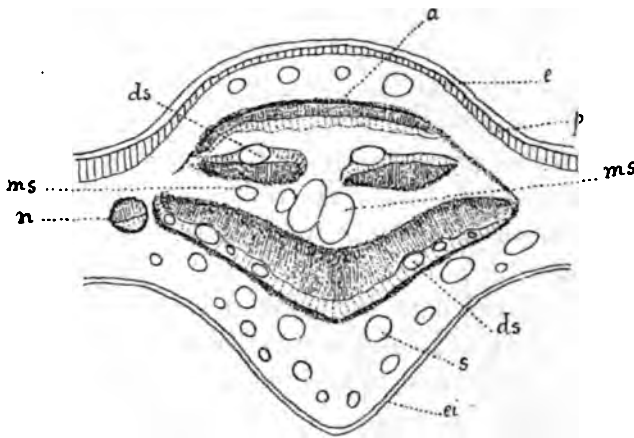


Fig. 32. — Coupe transversale schématique de la nervure médiane de la feuille d'*Ochrocarpus angustifolius* (forme du gneiss). — *e*, épiderme supérieur; *ei*, épiderme inférieur; *p*, tissu palissadique; *a*, arc libéroligneux superposé à l'arc normal; *ds*, canaux sécréteurs du liber de l'arc libéroligneux normal; *ms*, canaux sécréteurs médullaires de la méristèle; *s*, canaux sécréteurs corticaux; *n*, nervure.

Le limbe offre les caractères connus : lames fibreuses bien développées rattachant les nervures aux deux épidermes, et, dans les mailles de ce réseau scléreux, de grandes poches sécrétrices arrondies, occupant le centre du mésophylle bifacial.

Et ceci nous amène à rechercher quel est le mode de formation

de ces poches sécrétrices de la feuille, qui, dans ces formes du groupe de l'*Ochrocarpus angustifolius*, sont très volumineuses, remplies d'un contenu résineux jaunâtre, ce qui explique que les points pellucides soient si visibles.

Dans la feuille des *Ochrocarpus*, comme dans celle de toutes les autres Clusiacées dont il a été question jusqu'ici, les organes sécréteurs sont disposés sur deux rangs occupant le mésophylle supérieur et inférieur, de part et d'autre du plan horizontal moyen contenant les nervures. Mais, dans les deux espèces précédentes du moins (*O. eugenioides* et *O. angustifolius*), les canaux sécréteurs qui se sont engagés dans le limbe ont été fragmentés, émiettés par l'interposition sur leur parcours des cloisons fibreuses développées au niveau des nervures. Dans les mailles du réseau formé par celles-ci, on trouve encore parfois les deux fragments superposés, mais isolés, de ces canaux, devenus poches sécrétrices. Mais ailleurs, comme dans la feuille d'*O. eugenioides* (fig. 29), nous assistons à la fusion des deux poches en une seule située dans la région moyenne du mésophylle. Et cette observation nous amène à conclure que toutes les grandes poches sécrétrices, sphériques ou elliptiques, qui occupent le mésophylle, au centre des mailles du réseau des nervures de la feuille des *Ochrocarpus*, résultent de la fusion de deux poches sécrétrices primitives superposées ; celles-ci proviennent elles-mêmes de la division en fragments des canaux sécréteurs qui s'engagent dans le limbe, par suite de l'existence dans ce limbe des cloisons fibreuses décrites.

Nous devons d'ailleurs faire remarquer que ces faits confirment la manière de voir de M. Van Tieghem (1) qui, dès 1885, étudiant les poches sécrétrices de la feuille de bon nombre de plantes, des Hypéricacées, de certaines Composées telles que les *Tagetes*, et des *Mammea* parmi les Clusiacées, les considérait comme résultant d'une transformation locale des canaux sécréteurs interrompus et émiettés.

Ochrocarpus sanguineus Jum. et Perr.

Cette plante avait poussé sur un terrain basaltique, dans les bois du Manongarivo, à 1000 mètres d'altitude. Sa tige offre,

(1) Ph. Van Tieghem, Second *Mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes*, p. [illegible]

à peu de chose près, les mêmes caractères que celle des formes du gneiss de l'*O. angustifolius*, avec localisation très nette des canaux sécréteurs dans le liber primaire ; ce qui en fait un *Ochrocarpus* caractéristique, à cet égard, et une forme dont tout l'appareil sécréteur est très développé, ce qui est dû sans aucun doute à l'influence favorable du basalte sur sa végétation.

Cependant la structure de sa feuille est, en partie, différente de celle des autres espèces. Les caractères de la nervure médiane sont ceux rencontrés dans celles-ci. La méristèle centrale, entourée d'une gaine péricyclique fibreuse subcontinue, comprend deux arcs libéroligneux superposés ; six canaux sécréteurs sont situés dans le liber des deux arcs ; et cinq larges canaux se distinguent dans le parenchyme médullaire, en différents points à l'intérieur de la méristèle. La région corticale, différenciée en tissu palissadique sous l'épiderme supérieur, et sclérenchymateuse sous l'épiderme inférieur, contient 15 canaux sécréteurs disséminés dans sa partie supérieure et dans son parenchyme inférieur ; quelques-uns sont même situés dans la couche de sclérenchyme sous-épidermique.

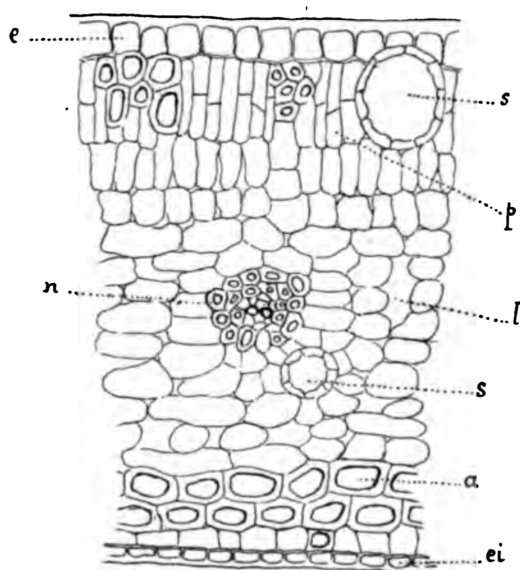


Fig. 33. — Coupe transversale du limbe de la feuille d'*Ochrocarpus sanguineus*. — *e*, épiderme supérieur ; *ei*, épiderme inférieur ; *p*, couche palissadique avec des groupes de fibres longitudinales sectionnées transversalement ; *l*, parenchyme lacuneux ; *n*, nervure ; *ss*, canaux sécréteurs ; *a*, couche de sclérenchyme du mésophylle inférieur.

Mais la constitution du limbe diffère de celle décrite pour les autres formes. Les nervures de divers ordres (fig. 33) sont plongées, «immergées» dans le mésophylle, et entourées d'une épaisse gaine scléreuse *n*, mais sans connexion avec les épidermes. Le mésophylle est bifacial. Le tissu palissadique *p*

comprend deux assises : la palissade supérieure est formée de cellules quatre fois plus hautes que larges, souvent cloisonnées transversalement, et l'assise sous-jacente d'éléments seulement deux ou trois fois plus hauts que larges. Ce parenchyme palissadique est parcouru par des fibres nombreuses. Les unes sont longitudinales, en couche continue de trois ou quatre rangées doublant pour ainsi dire l'épiderme, au niveau de la nervure médiane ; et en petits faisceaux de trois à six éléments, le plus souvent espacés, dans toute la couche palissadique du limbe, mais toujours étroitement appliqués contre la face interne de l'épiderme (fig. 33), dans le tissu palissadique *p*, et sous l'épiderme *e*. Mais, en outre, on voit des paquets fibreux se détacher des groupes précédents et parcourir transversalement le tissu en palissade. En somme la couche palissadique est traversée par tout un réseau de ce tissu fibreux, mécanique, qui reste toutefois absolument indépendant des nervures.

Le parenchyme lacuneux *l* est formé de cellules arrondies ou allongées horizontalement, laissant entre elles des lacunes appréciables surtout dans la partie moyenne du mésophylle. Il se termine sous l'épiderme inférieur par une couche scléren-chymateuse subcontinue formée de deux ou trois rangées *a* de cellules à parois épaissies, lignifiées. Cependant ce sclérenchyme est généralement séparé de l'épiderme inférieur par une assise parenchymateuse dont quelques éléments seulement se sont lignifiés (fig. 33).

On trouve ici, non plus des poches sécrétrices, mais des canaux sécréteurs disséminés dans tout le mésophylle : les uns dans le tissu palissadique immédiatement sous l'épiderme supérieur (dans lequel ils pénètrent même un peu), d'autres superposés aux nervures ou placés sur l'une de leurs faces latérales et les accompagnant dans leur parcours, les autres enfin dans le mésophylle inférieur contre la couche sclérenchymateuse.

En résumé, la localisation de l'appareil sécréteur dans le liber primaire d'abord et, plus tard, dans toute la couche libéro-ligneuse secondaire, est certainement un caractère important de la tige des *Ochrocarpus*. Cette différenciation si précoce des organes de sécrétion dans la zone libéroligneuse paraît être une conséquence

de leur très faible développement, en général, dans l'écorce primaire. Mais il semble aussi que c'est là un caractère générique qui n'est pas fixé héréditairement, car il n'est pas absolument constant ; et nous venons de voir, dans l'*O. angustifolius* des terrains sédimentaires, que l'influence de certaines conditions de milieu, de sol, en ralentissant l'activité de la sécrétion résineuse, peut amener la disparition des organes sécréteurs du liber primaire de la tige et, par suite, de la feuille.

La structure de la feuille offre aussi, outre les canaux libériens de l'arc libéroligneux de la nervure médiane, des caractères importants dans le limbe : lames fibreuses rattachant les nervures aux épidermes ; et larges poches sécrétrices situées au centre du mésophylle qui occupe les mailles du réseau scléreux formé par ces cloisons fibreuses. Mais la feuille de l'*O. sanguineus* ne présente pas ces derniers caractères, qui ne sont point non plus constants.

Pour la détermination anatomique des *Ochrocarpus*, il importe donc de tenir compte de l'ensemble des caractères, donnés à la fois par la tige et la feuille. Malgré leurs variations, ils conduisent, avec certitude, à la diagnose du genre.

Rappelons pourtant que ces caractères des *Ochrocarpus* sont aussi ceux du genre américain *Mammea*, dont il n'existe qu'une seule espèce, le *Mammea americanna* L. La seule indication d'origine suffirait à éviter toute confusion.

Genre CALOPHYLLUM

Dans ce genre, nous n'avons à citer qu'une seule espèce : *Calophyllum recedens* Jum. et Perr., avec deux formes provenant : l'une des gneiss du Haut-Bemarivo : l'autre, du calcaire jurassique de Morataitra.

Ces deux formes présentent très peu de différences de structure, tant dans leur tige que dans leur feuille. Nous les étudierons comparativement, en nous bornant à signaler les quelques dissemblances constatées, notamment au point de vue des variations de l'appareil sécréteur.

Tige. — L'épiderme est formé de cellules petites, à cuticule épaisse. Le périderme avec quatre rangées d'éléments subéreux

prend naissance, dans la forme du calcaire, au-dessous de l'épiderme. L'écorce parenchymateuse étroite, parsemée de cellules scléreuses, isolées ou par petits groupes, n'offre pas de collenchyme extérieur; elle contient deux ou trois rangées de canaux sécréteurs, les plus larges formant la rangée interne. Le péricycle fibreux n'est bien différencié que dans la forme du gneiss. On le voit alors constitué par de petites fibres polygonales groupées en îlots et surmontant les bandes de tissu criblé, que séparent les rayons secondaires; entre eux, sont des éléments minces étirés tangentiellement, avec quelques cloisons radiales; mais ces éléments intermédiaires n'offrent aucune lignification. Cette disposition rappelle celle du péricycle des *Garcinia*.

La couche libérienne sous-jacente a, à peu près, l'épaisseur de l'anneau ligneux. On y observe un cercle de canaux sécréteurs différenciés dans la partie moyenne du liber secondaire; il sont au nombre de 34, assez régulièrement espacés, dans la forme du gneiss, et de 21 dans la forme du calcaire. Les deux rameaux examinés et comparés ont environ 4 millimètres de diamètre. Il est à noter que le parenchyme libérien secondaire se compose d'éléments à parois minces, mais un peu lignifiées, dans les deux formes. Le bois, fibreux, renferme de nombreux et larges vaisseaux en files radiales. La moelle, de forme losangique, plus large dans la forme du gneiss, est sclérifiée partout et contient à peu près le même nombre de canaux sécréteurs, c'est-à-dire de 14 à 18. Ces canaux ont leur assise de bordure doublée extérieurement d'une rangée de cellules cloisonnées tangentiellement.

Feuille. — Le pétiole de la forme du gneiss montre, dans sa partie centrale, un arc libéro-ligneux, dépourvu de fibres externes lignifiées. Cet arc, ouvert en V du côté de la gouttière supérieure, est entouré d'une rangée de larges canaux sécréteurs. D'autres canaux de diamètre moindre sont, en outre, répartis dans tout le parenchyme du pétiole dont la couche sous-épidermique est collenchymateuse.

La structure est à peu près la même pour la forme du calcaire, sauf que le pétiole est plus aplati et que les canaux sécréteurs sont moins nombreux; au lieu de 12 canaux sécréteurs entourant l'arc libéro-ligneux, comme dans la forme précédente, on n'en

compte que 7. De plus, les fibres péricycliques, en dehors de l'arc libéroligneux, sont lignifiées.

Dans la nervure médiane, on retrouve à peu de choses près la structure du pétiole ; l'arc libéroligneux de la méristèle, protégé extérieurement par un péricycle fibreux, représente un V ouvert en haut et dont les extrémités sont reliées à l'épiderme supérieur par deux bandes sclérifiées. Les canaux sécréteurs, qu'on voit autour de l'arc libéroligneux et dont l'origine est à la fois médullaire et corticale, sont moins nombreux que dans le pétiole.

De l'arc libéroligneux de la nervure médiane se détachent, en direction presque perpendiculaire, des nervures secondaires qui se rendent dans le limbe. Ces nervures secondaires (fig. 34, *n*) sont, ainsi que l'a fait remarquer Vesque, rattachées aux épidermes supérieur et inférieur par des lames fibreuses épaisses *f*. Dans les espaces intermédiaires se trouve le mésophylle, parcouru en son milieu par un large canal sécréteur. Ce mésophylle est bifacial; le tissu palissadique *p*, qui s'étend sur la moitié de son épaisseur, comprend deux assises de cellules parenchymateuses, de trois à quatre fois plus hautes que larges. Le tissu lacuneux *l* se compose de grandes cellules rameuses limitant de larges lacunes.

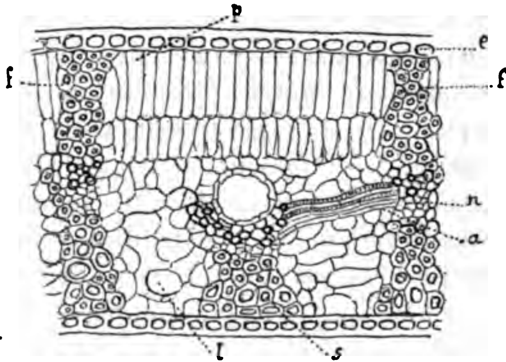


Fig. 34. — Coupe tronsversale du limbe de la feuille de *Calophyllum recedens*, faite perpendiculairement aux nervures secondaires. — *e*, épiderme supérieur; *p*, couche palissadique; *f*, cloisons fibreuses; *n*, nervures secondaires; *s*, ensemble formé par le canal sécréteur, la nervure intermédiaire qu'il surmonte et le faisceau fibreux sous-jacent; *a*, fascicule reliant la nervure secondaire à la nervure intermédiaire ; *l*, tissu lacuneux.

En ce qui concerne les canaux sécréteurs, J. Vesque les aurait vus (1) accompagnés de « réservoirs vasiformes » qu'il décrit ainsi : « Ce sont des trachéides spiralées, arrangées ordinai-

(1) *Monographie des Guttifères*, p. 534.

rement en croissant au-dessous des glandes canaliformes situées parallèlement entre les nervures secondaires et se mettant en relation avec les faisceaux ligneux des nervures par de courts fascicules veines ligneux. — Les faits observés par nous dans le *C. recedens* ne sont pas conformes à cette description.

Voici ce que montrent les coupes faites les unes parallèlement et les autres perpendiculairement aux nervures secondaires (fig. 34). Les canaux sécréteurs, situés au milieu des espaces limités par ces nervures secondaires, ont un trajet parallèle à leur direction. Chacun de ces canaux est superposé à une nervure parallèle aux nervures secondaires ; nous l'appellerons nervure intermédiaire. Cette nervure intermédiaire comprend un faisceau libéroligneux dont le bois est normalement orienté vers la face supérieure, et le liber vers la face inférieure du limbe. Mais son liber est très réduit relativement au bois qui se compose de plusieurs vaisseaux spiralés et annelés. Le canal sécréteur en s'appliquant contre cette face ligneuse s'y est creusé une sorte de gouttière, en refoulant sur ses côtés les vaisseaux. Ces nervures intermédiaires sous-jacentes aux canaux sont rattachées à l'épiderme inférieur par de petits massifs fibreux (c) ; de plus, elles sont reliées aux faisceaux secondaires voisins par de courts fascicules (fig. 34, *a*), comme le dit Vesque, mais où l'on distingue les éléments libériens et ligneux, qui se mettent en relation avec les éléments correspondants des faisceaux des nervures secondaires et intermédiaires. Enfin, parfois on voit passer au-dessus des canaux, mais s'appliquant contre leur face supérieure, des fascicules plus longs, mettant alors en relation directement deux nervures secondaires voisines (*b*). De telle sorte que chaque canal sécréteur, superposé à une nervure intermédiaire parallèle aux nervures secondaires, est entouré de tout un réseau de veinules ou fascicules transversaux.

J. Vesque ne paraît pas avoir vu cette disposition, telle que nous venons de l'exposer. Il nous semble même probable que ce sont les vaisseaux des nervures intermédiaires sous-jacentes aux canaux qu'il a pris pour des éléments particuliers nommés par lui « réservoirs vasiformes ». En réalité, nous n'avons rien observé dans notre *C. [illegible]*, qui puisse être assimilé à

ces « réservoirs vasiformes » que Vesque a lui-même définis (1) comme des « éléments qui ne sont que des vaisseaux énormément élargis, occupant par groupes les extrémités libres des faisceaux dans le limbe de la feuille; qui sont ponctués comme les vaisseaux, et dont les parois restent en général assez minces, quoiqu'elles soient lignifiées ». Ces éléments, que Vesque a rencontrés et figurés dans les Capparidées, qu'on trouverait chez quelques Clusiacées, etc., sont d'ailleurs considérés par M. Van Tieghem comme indépendants des faisceaux et différenciés aux dépens des cellules du mésophylle; ils ont été réunis par lui sous le nom de *tissu d'irrigation* (2).

Mais rien de semblable ne se voit dans la feuille de *C. recedens*.

En résumé, au point de vue de l'appareil sécréteur, les deux formes du gneiss et du calcaire jurassique de notre *Calophyllum* n'offrent que de faibles différences : c'est à peine si l'on note un nombre un peu plus grand de canaux sécréteurs dans les diverses régions anatomiques du rameau et de la feuille de la première forme. Toutefois ces dissemblances ne sont pas aussi nettes et aussi accentuées que dans certaines espèces des autres genres. Il faut en conclure que les *Calophyllum* sont sans doute moins sensibles à l'action du terrain, et que, sur des sols différents, l'activité de leur sécrétion résineuse ne manifeste que de faibles variations.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES (3)

Nous avons exposé, dès le début de ce travail, les considérations qui nous ont amené à attribuer à l'action du terrain la principale cause des variations observées dans l'appareil sécréteur de nos Clusiacées.

Les descriptions qui précèdent constituent la démonstration, par les faits, de cette manière de voir.

(1) J. Vesque. *L'espèce végétale considérée au point de vue de l'anatomie comparée* Ann. sc. nat., 6e série, t. XIII, 1882, p. 5).

(2) Ph. Van Tieghem. *Éléments de Botanique*, 1898, t. I.

(3) Les principaux résultats de ces recherches ont été résumés dans une Note : Jacob de Cordemoy. *Influence du terrain sur les variations de l'appareil sécréteur des Clusiacées* (Comptes rendus de l'Acad. des sciences, t. CL, 1910, p. 1535.

Les variations de l'appareil sécréteur se définissent, avons-nous dit, d'une part par l'augmentation ou la réduction du nombre des organes de sécrétion, et, d'autre part, par les modifications de leurs dimensions relatives.

Mais si les variations numériques sont toujours aisément appréciables, celles concernant les dimensions, le diamètre des organes, sont parfois moins apparentes. On les constate pourtant avec la plus grande netteté chez certaines espèces, notamment dans les deux formes de l'*Ochrocarpus angustifolius* (fig. 30 et 31) où l'on voit les différences si remarquables que nous avons exposées porter à la fois sur le nombre et le diamètre des canaux sécréteurs contenus dans les diverses régions anatomiques.

Ainsi se trouve précisé ce que nous entendons par développement ou réduction de l'appareil sécréteur de nos plantes.

Ceci posé, on a vu que, dans les diverses espèces étudiées, toutes les formes provenant des terrains primitifs, schistes cristallins et surtout gneiss, manifestent un grand développement de l'appareil sécréteur. Les basaltes paraissent avoir une action analogue (*Ochrocarpus sanguineus*).

Cet appareil sécréteur comprend, pour la tige : d'abord l'appareil d'origine primaire, formé des canaux sécréteurs situés dans l'écorce, la moelle, ou le liber primaire (*Ochrocarpus*); ensuite l'appareil d'origine secondaire, constitué par les canaux sécréteurs différenciés dans le liber secondaire.

Or, en premier lieu, deux cas sont à distinguer.

Le *Garcinia verrucosa* et le *Tsimatimia Pervillei* sont deux exemples bien nets d'un premier cas. Dans ces deux espèces, les formes du gneiss (fig. 3 et 20) possèdent un appareil sécréteur très développé, et ce développement se manifeste déjà parmi les canaux corticaux et médullaires, d'origine primaire, qui sont nombreux et à large diamètre; puis, un peu plus tard, mais d'une manière plus ou moins précoce, se différencient, en nombre d'ailleurs variable, des canaux sécréteurs dans le liber secondaire.

La forme de l'*P*[illegible] des schistes cristallins réalise le même type, mais son appareil libérien est plus tardif.

Un second cas est fourni par le *[illegible]* (fig. 22). L'appareil sécréteur primaire est relativement réduit, mais, par

contre, les canaux sécréteurs du liber secondaire sont particulièrement développés. C'est là une modalité différente d'un même phénomène, qui est le développement de l'appareil de sécrétion sous l'influence des terrains primitifs.

A ce cas se rattachent les *Symphonia* dont les organes sécréteurs libériens secondaires sont aussi toujours très nombreux.

Les *Ochrocarpus*, sur les terrains primitifs et aussi sur le bataste, développent à la fois toutes les parties de leur appareil sécréteur primaire qui est localisé dans l'écorce, la moelle et le liber primaire, et aussi leurs canaux du liber secondaire.

Les caractères de la feuille sont partout en corrélation avec ceux de la tige.

En second lieu, toutes les formes provenant des terrains sédimentaires, et surtout des grès et des calcaires, manifestent une réduction de tout leur appareil de sécrétion. Les canaux de l'écorce persistent néanmoins toujours. Ceux de la moelle disparaissent fréquemment (*Rheedia*, *Symphonia*, *Tsimatimia*). Les organes libériens se forment en général tardivement. Ils peuvent faire défaut dans le liber primaire des *Ochrocarpus*, ce qui entraîne la suppression d'un des caractères anatomiques de ce genre.

Des modifications corrélatives se trouvent dans la feuille.

Remarquons que la réduction ou la disparition de l'appareil sécréteur médullaire s'observent dans toutes les formes des localités sèches. Mais si le sol de ces localités est constitué par des roches sédimentaires, les organes libériens n'ont aucune tendance à se développer par compensation. Si, au contraire, les plantes poussent sur terrains primitifs, le gneiss, par exemple, mais dans des stations sèches, leur appareil sécréteur primaire se réduit; mais, par compensation, de nombreux organes de sécrétion se différencient dans la région libérienne (*Tsimatimia pedicellata, Symphonia*).

L'altitude paraît diminuer, au moins dans une certaine mesure, l'activité de la sécrétion résineuse (*Symphonia clusioides*, *Ochrocarpus eugenioides*).

La disposition particulière de l'appareil de sécrétion dans les divers genres de Clusiacées ne semble donc pas fixée héréditairement. Elle est sans doute constante et, par suite, carac-

téristique pour les différents genres, lorsque les conditions du milieu sont les mêmes pour ces plantes. Mais elle peut varier considérablement si ces conditions de milieu sont elles-mêmes variables, spécialement sous l'influence de la nature et de la composition du terrain.

Il convient en conséquence de n'attribuer qu'une importance très relative aux caractères tirés de la structure de l'appareil sécréteur des Clusiacées, si on veut les appliquer à la classification des plantes de cette famille.

OBSERVATIONS

SUR QUELQUES VÉGÉTAUX FOSSILES

DE L'AUTUNOIS

Par Fernand PELOURDE

Dans le présent travail, je me propose de décrire les restes de quelques plantes fossiles rares et particulièrement intéressantes que j'ai rencontrés dans des silex recueillis aux environs d'Autun.

Stipitopteris sp. — L'un de ces silex, dont je ne puis préciser la provenance et par conséquent l'âge géologique exact, a été poli sur ses deux faces, distantes d'environ trois ou quatre millimètres ; mais, à cause d'un certain nombre de cassures qui l'ont fortement endommagé, il a été impossible de le réduire en plaque mince pour l'étude microscopique. Un examen à la loupe m'a néanmoins permis d'y reconnaître un fragment de pétiole (fig. 1) dont les tissus paraissent généralement mal conservés. L'appareil conducteur de ce pétiole est constitué principalement par un faisceau périphérique, ouvert à sa partie supérieure, et dont les extrémités, très proches l'une de l'autre, sont recourbées en crochets du côté interne ; il existe en outre, en dedans de cette bande libéro-ligneuse, un deuxième faisceau, en forme de V,

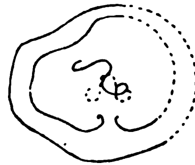


Fig. 1. — Coupe transversale d'un *Stipitopteris*, montrant un faisceau externe ouvert sur sa face ventrale, et un faisceau interne déplacé par rapport à sa position primitive, que j'ai indiquée en pointillé. La portion du faisceau externe et celle du contour du pétiole, représentées également en pointillé ont été détruites avant la fossilisation.

Dans cette figure, comme dans les figures 2, 3, 4, 8, 9, c'est la face *ventrale* (ou supérieure) du pétiole qui est tournée vers l'observateur.

dont les branches sont recourbées assez fortement du côté externe. Le premier faisceau a été déformé, et même détruit à certains endroits, ainsi que le contour du pétiole, par suite des pressions subies par ce dernier avant la silicification (cf. fig. 1, à droite). Quant au second, l'écorce interne ayant disparu avant la fossilisation, il a été assez fortement déplacé et rendu oblique par rapport à sa position primitive, qui devait être telle que je l'ai indiqué en pointillé sur la figure 1 ; aussi, sa section est-elle anormale et dépourvue de plan de symétrie.

L'organe ainsi constitué rappelle tout à fait un pétiole silicifié de l'Autunois que M. Grand'Eury a signalé sous le nom générique de *Stipitopteris* (1). Il diffère des autres espèces du même genre qui possèdent deux faisceaux en ce que *son faisceau extérieur n'est pas fermé à sa partie supérieure.* On sait en effet que certains *Stipitopteris* présentent, sur les coupes transversales, un faisceau unique en forme d'arc, à bords recourbés plus ou moins longuement en crochets vers l'intérieur [*St. Renaulti* Zeiller (2), et *St. reflexa* Zeiller (3)] ; tandis que d'autres possèdent un faisceau périphérique annulaire *fermé*, et un faisceau interne de forme variable (*St. peltigeriformis* Zeiller (4)). Or, ces deux types de structure, qui se retrouvent aussi dans les cicatrices foliaires des *Caulopteris*, ainsi que dans les feuilles des *Marattiacées* vivantes, se transformaient l'un dans l'autre un certain nombre de fois dans l'étendue de chaque fronde : pour cela, le faisceau initial unique en forme d'arc fusionnait latéralement ses bords libres en un point situé sur son plan de symétrie ; quant à ses extrémités ultimes, elles se détachaient du contour externe ainsi formé et se réunissaient l'une à l'autre ; à d'autres niveaux, au contraire, le phénomène inverse se produisait, c'est-à-dire que le faisceau annulaire externe s'incurvait, du côté supérieur, en face du faisceau interne, qui arrivait à se fusionner avec lui, en son milieu ; après quoi un sectionnement de l'ensemble ainsi formé, dans le sens du plan de symétrie, et un écartement des bords

(1) Grand'Eury, *Flore carbonifère du département de la Loire et du centre de la France*, Mém. sav. étr. Ac. sc., 1877, p. 80, et pl. 13, fig. 2.

(2) Zeiller, *Flore fossile du bassin houiller et permien d'Autun et d'Épinac*, p. 278-279, et pl. 20, fig. 5.

(3) *Ibid.*, p. 279-280, et pl. 20, fig. 7.

(4) *Ibid.*, p. 280-281, et pl. 20, fig. 6.

du faisceau unique reconstitué redonnaient à l'ensemble une forme d'arc (1).

Mais, si l'on considère, par exemple, la figure que M. Zeiller a donnée pour le faisceau du *St. Renaulti*, on conçoit très bien que les extrémités libres d'un semblable faisceau puissent, dans certains cas, se détacher du reste et se fusionner l'une avec l'autre, sans que le faisceau externe restant se ferme aussitôt ; on aurait ainsi, en coupe transversale, un aspect semblable à celui de la figure 1.

En somme, dans le cas que je suis en train d'examiner, on a affaire à un phénomène inverse de celui qui s'observe chez le *Caulopteris aliena*, par exemple ; dans les cicatrices foliaires de ce dernier, en effet, en dedans du faisceau externe fermé, les deux extrémités du faisceau arqué initial ne sont pas réunies l'une à l'autre.

Quoi qu'il en soit, la portion de pétiole que je viens d'étudier est d'une assez grande taille, puisque son diamètre maximum mesure environ 2cm,5 ; toutefois, ses dimensions sont plus faibles que celles des cicatrices foliaires de la plupart des *Caulopteris* ; il est donc probable que ce fragment correspond à un niveau pas très élevé, quoique sensiblement distant de la base de la fronde à laquelle il a appartenu.

J'ai eu l'occasion de rencontrer dans la collection Renault une préparation microscopique indiquée comme pétiole de *Psaronius*, et qui renfermait la section transversale d'un organe constitué de la même façon que celui que je viens de décrire. Mais cet organe avait seulement 6 millimètres de diamètre environ ; il devait donc correspondre, dans la fronde de laquelle il a été détaché, à un niveau beaucoup plus élevé que celui de l'échantillon précédent.

Ses divers tissus sont assez mal conservés. A sa périphérie, on remarque un anneau de sclérenchyme, sans qu'il soit possible de dire si ce dernier était suivi, du côté externe, par une gaine parenchymateuse, comme c'est le cas dans les pétioles des *Marat-*

(1) [illegible] notamment [illegible] transformation [illegible] Zeiller [illegible] Psaronius [illegible] Caulopteris [illegible] Bull. [illegible]

tiacées vivantes. L'écorce moyenne est détruite ; mais, autour du faisceau externe, on remarque quelques assises de cellules sclérifiées assez bien conservées, et, à l'intérieur dudit faisceau, la plupart des éléments corticaux sont détruits. Quant à l'appareil conducteur, il est aussi en grande partie très abîmé, et souvent son contour seul est indiqué ; une des extrémités du faisceau externe et une de celles du faisceau interne ont même disparu complètement.

En tout cas, il est très intéressant de retrouver la structure que je viens de décrire dans deux échantillons aussi différents comme dimensions ; cela prouve qu'elle n'était pas l'effet d'un pur hasard, mais qu'elle se retrouvait, dans les mêmes frondes, à des niveaux très divers.

L'ouverture supérieure du faisceau externe des *Stipitopteris* semble ainsi avoir constitué un caractère constant dans certains cas ; peut-être les spécimens que je viens d'étudier représentent-ils une espèce de *Stipitopteris* qui devrait être distinguée des autres, du moins tant que l'on ignorera à quelles tiges et à quel feuillage on doit les rapporter.

Botryopteris antiqua Kidston. — Je vais m'occuper maintenant d'un autre silex dont la provenance est très précise, contrairement à celle des précédents ; il a été recueilli à Esnost, près d'Autun, et contient notamment les restes de divers organes se rapportant au *Botryopteris antiqua* (1).

Cette dernière espèce a été découverte récemment par M. Kidston (2) qui l'a rencontrée jusqu'ici seulement à Pettycur, près de Burntisland, en Écosse, c'est-à-dire dans des couches géologiques rapportées à la partie inférieure du *culm*.

Parmi les organes que j'ai observés dans l'échantillon d'Esnost, les pétioles sont de beaucoup les plus nombreux. Leurs coupes transversales ont des dimensions très différentes, suivant les niveaux auxquels elles correspondent, et aussi suivant les numéros d'ordre des divers rachis qui se trouvent sectionnés ; mais, comme dans les échantillons écossais, elles sont toujours très

(1) M. Kidston qui a bien voulu examiner une coupe mince prélevée dans l'échantillon en question, a confirmé pleinement ma détermination.

(2) *Trans. of the roy. Soc. of Edinburgh*, vol. XLVI, Part. II (n° 16), 1908, p. 361-364, avec une planche.

petites : le diamètre des plus grandes ne dépasse pas, en effet, deux millimètres. Comme l'a constaté M. Kidston, l'unique faisceau qu'elles possèdent est plus ou moins ovale, et sa face supérieure est facile à distinguer de sa face inférieure, à cause des petits éléments de protoxylème qui y sont répartis, d'une façon irrégulière (fig. 2).

Fig. 2. — [illegible]

Quelques-uns des faisceaux pétiolaires que j'ai observés étaient en train de se diviser. C'est ainsi que l'on peut remarquer sur la figure 3, à gauche du faisceau principal, un faisceau secondaire ; ce dernier, qui est encore inclus dans le cylindre central du pétiole, est sur le point de s'en séparer, comme le montrent la protubérance et l'étranglement que j'ai indiqués dans mon dessin. Il n'y a pas là dichotomie, contrairement à ce que M. Kidston a observé quelquefois (1), mais formation d'un rachis secondaire plus petit que le rachis sur lequel il s'insère (2). Ces appendices ainsi formés sont évidemment alternes, puisqu'on n'en voit qu'un seul sur une même coupe.

Fig. 3. — [illegible]

D'autres fois, j'ai remarqué d'un côté du rachis la ramification [illegible] même fig. [illegible] coupée [illegible] obliquement et constituée par des tissus [illegible] parmi lesquels on observe la trace d'un faisceau [illegible]

(1) [illegible]
(2) Kidston [illegible]

ou moins obliquement; il semble bien, malgré la mauvaise conservation de ces tissus, que l'on ait affaire là à un rachis et non à une pinnule.

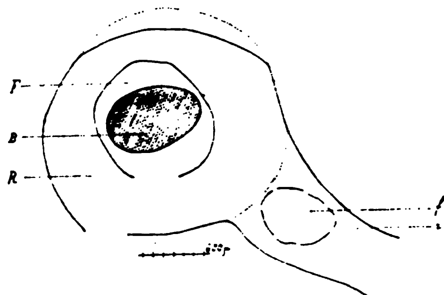


Fig. 4. — Coupe transversale d'un rachis principal de *Botryopteris antiqua* (R), rencontrant une ramification de ce rachis, r. — F. faisceau du rachis principal ; B, partie ligneuse dudit faisceau ; f, faisceau du rachis secondaire.

Le contour du rachis principal, dont une partie des tissus a été détruite, face dorsale, est indiquée, tantôt en pointillé, tantôt en trait plein.

Dans la plupart des coupes que j'ai pu examiner, il ne reste du cylindre central que le faisceau ligneux; quelquefois pourtant les autres tissus sont aussi conservés, plus ou moins complètement : dans un cas notamment, j'ai constaté qu'il n'y avait aucune solution de continuité, du côté inférieur, entre le bois du faisceau et l'écorce; j'ai même remarqué, dans cet intervalle, une assise de cellules beaucoup plus grandes que les autres, rappelant celles que l'on observe à la même place chez les Fougères vivantes.

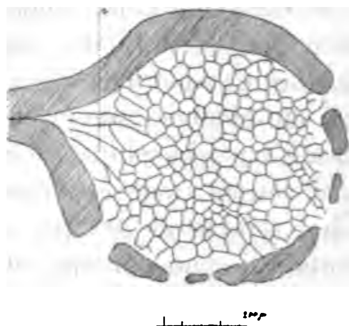


Fig. 5. — Faisceau ligneux d'une tige de *Botryopteris antiqua* : coupe transversale, montrant en r l'origine d'un appendice. J'ai indiqué par des hachures plusieurs amas jaunâtres constitués par des débris de tissus analogues à ceux que j'ai représentés dans la figure 3.

Outre les nombreux restes de rachis que je viens de signaler, j'ai rencontré, dans l'échantillon d'Esnost, deux fragments de tiges se rapportant aussi au *Bot. antiqua*; les tiges sont donc ici bien moins nombreuses que les pétioles, comme dans les spécimens écossais. L'un de ces fragments a été coupé très obliquement, tandis que l'autre l'a été à peu près normalement. L'écorce de ce dernier est très mal conservée, mais son faisceau ligneux est très net (fig. 5), avec sa forme cylindrique et sa petite taille (environ 3/4 de millimètre de diamètre). Ce faisceau montre en une région de sa surface un commencement de ramification, avec quelques vaisseaux rencontrés par

la coupe suivant leur longueur. J'ignore quelle est la nature de cet appendice, mais, en raison de son faible diamètre, ce pourrait bien être un commencement de racine.

Dans le même silex, j'ai encore constaté la présence d'un certain nombre de racines de *Bot. antiqua*. Dans quelques-unes de celles-ci, la limite extérieure de l'écorce et celle du cylindre central sont nettement indiquées; dans d'autres, l'écorce a complètement disparu. En tout cas, les tissus autres que le bois sont toujours plus ou moins abîmés ou détruits. Le faisceau ligneux a la forme d'une bande diamétrale bicentre, comme chez l'immense majorité des vraies Fougères (1).

Certains petits organes diffèrent des précédents en ce qu'ils possèdent seulement quelques vaisseaux groupés aux deux extrémités d'un même diamètre, et constituant sans doute l'origine d'un faisceau ligneux bipolaire.

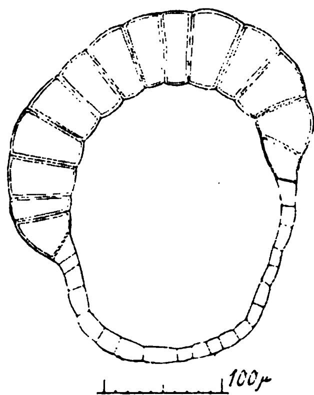


Fig. 6. — Coupe transversale d'un sporange qui rappelle par sa constitution ceux des *Osmondacées*. Les 13 grandes cellules figurées avec un double contour représentent la trace d'une plaque servant à déterminer la déhiscence.

Je signalerai enfin, toujours dans le même échantillon, un certain nombre de sporanges très curieux, qui semblent se rapporter tous au même type. La plupart d'entre eux sont coupés transversalement; leur paroi semble formée par une seule assise de cellules, et une portion de leur contour est constituée par des éléments beaucoup plus grands que les autres. Le nombre de ces éléments est très différent, suivant les sporanges considérés : c'est ainsi que l'un de ceux-ci m'en a montré seulement 4, tandis qu'un autre en avait 13 (fig. 6). En outre, si l'on abaisse plus ou moins l'objectif du microscope, on observe parfois, sur une même coupe, plusieurs assises de grandes cellules super-

(1) Je rappellerai en passant que, dans une note récente (*C. R. Ac. sc.*, t. CL, 1910, p. 1023), MM. C. Eg. Bertrand et Cornaille rapportent à des rachis de *Botryopteris antiqua*, modifiés par « l'émission d'un lobe latéral », des organes silicifiés d'Esnost, dont l'appareil conducteur réduit « a été confondu parfois avec le faisceau bipolaire courbé de certaines racines ».

posées. Il est donc infiniment probable que ces dernières constituaient dans chaque sporange une plaque latérale, elliptique ou arrondie, différenciée en vue de la déhiscence, et analogue à celle qui existe chez les *Osmondacées*.

Deux des sporanges que j'ai rencontrés étaient encore en place (fig. 7); mais l'organe auquel ils adhéraient a été trop mal conservé pour que l'on puisse dire si c'est un limbe ou un fragment de rachis. Quoi qu'il en soit, ces sporanges sont vus de profil, dans ma préparation, et l'un d'eux, mieux conservé que l'autre, montre très nettement un court pédicelle qui s'applique sur la portion de fronde sous-jacente. Dans sa région supérieure, sa paroi montre chaque côté une cellule qui est beaucoup plus grande que les autres, et qui, comme on le constate en faisant descendre l'objectif, est continuée par d'autres, sur la face du sporange opposée à celle qui est tournée vers l'observateur. Ces divers éléments constituent ainsi une plaque analogue à celle que je viens de signaler dans les sections transversales. Quant à l'autre face, elle comprend des cellules à parois minces qui, vers le centre de la figure, deviennent allongées verticalement, de façon à constituer une sorte de stomium suivant lequel devait s'effectuer la déhiscence (fig. 7, *s*).

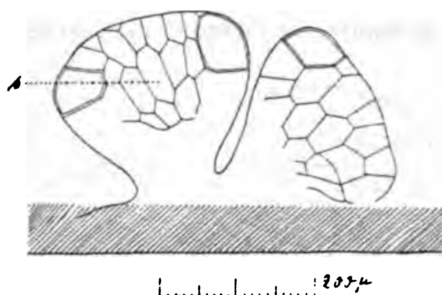


Fig. 7. — Coupe longitudinale de deux sporanges analogues à celui de la figure 6, et qui étaient encore fixés au rachis, dont j'ai indiqué la position par des hachures. Les cellules de la plaque qui ont été rencontrées par la section, sont représentées avec un double contour, et la région du stomium est nettement reconnaissable dans le sporange de gauche, en s.

Tous ces sporanges paraissent être semblables à ceux que M. Zeiller a rencontrés autrefois dans des fragments de quartz provenant des environs d'Autun, et qu'il a rapportés à la famille des *Osmondacées* (1). M. de Solms-Laubach a également rencontré des sporanges ayant une structure analogue dans le culm

(1) *Flore fossile du bassin houiller et permien d'Autun et d'Épinac*, 1re partie, p. 15-17, et fig. 10, 11.

de Glätzisch-Falkenberg (1) ; et M. Renault en a trouvé d'autres dans le culm d'Esnost, auxquels il a donné le nom de *Todeopsis primæva* (2), pour rappeler leur analogie avec ceux des *Osmondacées*. M. Kidston m'a dit avoir, de son côté, observé des sporanges ressemblant beaucoup aux miens, dans des échantillons de Pettycur, en association avec des restes de *Botryopteris antiqua* et d'autres pétioles ; ces sporanges possédaient des spores ayant une forme subtriangulaire. Il semble qu'il en ait été ainsi pour les spores observées par M. Zeiller (3) et par moi, bien que ces dernières soient mal conservées.

Il serait très intéressant de connaître la forme et la structure des frondes qui ont porté ces divers sporanges, afin de pouvoir attribuer à ces derniers une détermination précise. S'ils appartenaient effectivement au groupe des *Osmondacées*, cette famille se trouverait avoir existé dès le début de l'époque carboniférienne.

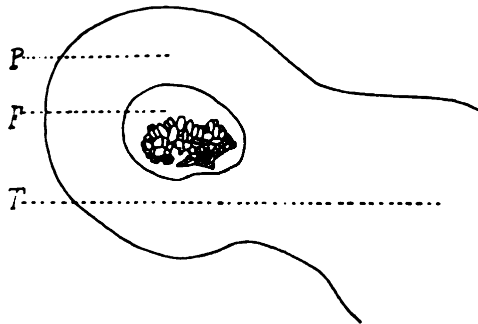


Fig. 8. — Coupe transversale d'un pétiole de *Botryopteris hirsuta* (P) encore adhérent à la tige T. (D'après M. D. H. Scott). — F, faisceau pétiolaire, dont les vaisseaux seuls ont été figurés. Les quelques hachures que j'ai tracées sur la face ventrale du bois représentent des débris de tissus, comme dans les figures 3 et 5.

En résumé, la principale conclusion qui ressort de ce travail, *c'est l'existence du* Botryopteris antiqua *dans le bassin d'Autun comme en Écosse, à la même époque géologique*. En effet, les terrains dans lesquels M. Kidston a rencontré cette espèce se rapportent au grès calcifère (« *Calciferous Sandstone Series* »), dont la base équivaut à la zone inférieure du *Culm* (4) ; et les terrains d'Esnost constituent un de ces groupes isolés, également

(1) *Ueber die in den Kalksteinen der Kulm von Glätzisch-Falkenberg in Schlesien erhaltenen structurbietenden Pflanzenreste*, Botan. Zeitung, L, 1892, pl. 2, fig. 9.
(2) *Flore fossile du bassin houiller et permien d'Autun et d'Epinac*, 2e partie, p. 21 et fig. 18.
(3) *Loc. cit.*, fig. 11 H.
(4) A. de Lapparent, *Traité de géologie*, 5e édition, p. 900, 975.

de l'âge du *Culm*, qui existent en divers points, au N.-E. et au N.-O. du bassin d'Autun (1) (Colonge, Polroy, les Panneaux, etc.). Le *Botryopteris antiqua* est donc une Fougère très ancienne, la première en date qui, dans l'état actuel de nos connaissances, puisse être rapportée au genre *Botryopteris*. C'est d'ailleurs aussi l'espèce la plus simple de ce genre, principalement au point de vue de la structure de sa trace foliaire (2).

Si l'on considère le *Bot. hirsuta* Will. (sp.), on remarque en effet que, dans son pétiole, les éléments de protoxylème, au lieu d'être répartis irrégulièrement sur la face supérieure du faisceau ligneux, comme chez le *Bot. antiqua* (fig. 2), se réunissent en trois groupes proéminents très nets (3) (fig. 8). C'est d'ailleurs en raison de ce caractère que le *Botryopteris* en question avait été appelé *Rachiopteris tridentata* (4).

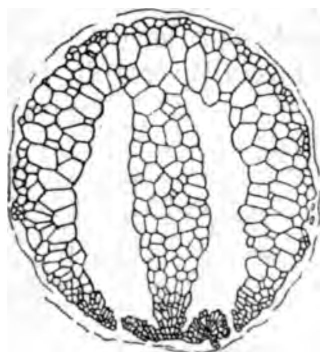


Fig. 9. — Partie ligneuse d'un faisceau pétiolaire de *Botryopteris forensis*, en coupe transversale. (D'après B. Renault).

Or, le *Bot. hirsuta* provient des couches géologiques appelées « *Lanarkian Series* » par M. Kidston, lesquelles sont intermédiaires entre le *Culm* et les « *Westphalian Series* » (5). C'est donc une espèce plus récente que le *Bot. antiqua*.

Enfin, chez le *Bot. forensis* B. Renault, de l'époque *stéphanienne*, les trois groupes de protoxylème du faisceau pétiolaire deviennent très proéminents, et l'ensemble du faisceau acquiert la forme d'un ω (fig. 9).

(1) Cf. Delafond, *Stratigraphie du bassin houiller et permien d'Autun et d'Épinac*, in *Études des gîtes minéraux de la France*, 1889, p. 5-6 ; voir aussi la carte géologique au 1/40000 placée à la fin de ce travail. — B. Renault, *loc. cit.*, p. 499.

(2) Cf. Kidston, *loc. cit.*, p. 364.

(3) Cf. Scott, *Studies in Fossil Botany*, p. 292 et fig. 101 ; — *The present position of Palæozoic Botany*, in Lotsy : *Progressus Rei Botanicæ*, 1907, p. 179 et fig. 12.

(4) Cf. Felix, *Untersuchungen über den inneren Bau westfälischer Carbon-Pflanzen*, Königl. Preussischen geol. Landesanstalt, Bd VII, Heft 3, 1886, p. 12 ; pl. I, fig. 2.

(5) Voir à ce sujet : Kidston, *Divisions and correlation of the upper portion of the Coal-Measures*, Quart. Journ. geol. Soc., vol. 61, 1905, p. 320.

Le tableau suivant, que je reproduis, d'après M. Kidston, indique d'ailleurs d'une façon précise l'âge relatif des divers *Botryopteris* dont je viens de parler :

Upper Coal-Measures.	Stephanian Series (*Botryopteris forensis* B. Renault). Radstockian Series.
Staffordian Series.	
Westphalian Series.	
Lanarkian Series....	Lower Coal-Measures [*Bot. ramosa* Will. (sp.) et *hirsuta* Will. (sp.)]. Millstone grit.
Culm................	Carboniferous Limestone Series. Calciferous Sandstone Series (*Bot. antiqua* Kidston).

De l'époque du *Culm* à celle du *Stéphanien*, on constate ainsi une complication de plus en plus grande dans la structure de la trace foliaire des *Botryopteris*, en raison inverse du degré d'ancienneté des espèces.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE VOLUME

TABLE DES PLANCHES ET DES FIGURES DANS LE TEXTE

CONTENUES DANS CE VOLUME

TABLE DES ARTICLES

PAR NOMS D'AUTEURS

9465-10. — CORBEIL. Imprimerie CRÉTÉ.

87e ANNÉE. — IXe SÉRIE. T. XI. No 1.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XI. — No 1.

(Ce cahier commence l'abonnement aux tomes XI et XII.)

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1910

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en Mai 1910.
Les Annales des Sciences naturelles paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. Van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

Abonnement annuel à chacune des parties, Zoologie ou Botanique

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

Prix des collections :

Première Série (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.		(*Rare*).
Deuxième Série (1834-1843).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Troisième Série (1844-1853).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Quatrième Série (1854-1863).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Cinquième Série (1864-1873).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Sixième Série (1874 à 1885).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Septième Série (1885 à 1894).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
Huitième Série (1895 à 1904).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
Neuvième Série (1905-1906-1907-1908).	Chaque année.	30 fr.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées par MM. Hébert et A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume .... **15** fr.
22 volumes .... 330 fr.

Cette publication a été remplacée par les

ANNALES DE PALÉONTOLOGIE

publiées sous la direction de M. M. Boule

Abonnement annuel :

Paris et Départements. 25 fr. — Etranger. .... 30 fr.

ANNÉE. — IXe SÉRIE. T. XI. Nos 2, 3 et 4

ANNALES DES SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XI. — Nos 2, 3 et 4.

PARIS

MASSON ET Cie, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, Boulevard Saint-Germain

1910

Paris : 30 fr. — Départements et Étranger, 32 fr.

Ce cahier a été publié en [illegible] 1910

Les Annales des Sciences naturelles paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. PH. VAN TIEGHEM.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. EDMOND PERRIER.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

Abonnement annuel à chacune des parties, Zoologie ou Botanique

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

Prix des collections :

PREMIÈRE SÉRIE (Zoologie et Botanique réunies),	30 vol.	(*Rare*).
DEUXIÈME SÉRIE (1834-1843). Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
TROISIÈME SÉRIE (1844-1853). Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
QUATRIÈME SÉRIE (1854-1863). Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
CINQUIÈME SÉRIE (1864-1873). Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
SIXIÈME SÉRIE (1874 à 1885). Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
SEPTIÈME SÉRIE (1885 à 1894). Chaque partie,	20 vol.	300 fr.
HUITIÈME SÉRIE (1895 à 1904). Chaque partie,	20 vol.	300 fr.
NEUVIÈME SÉRIE (1905-1906-1907-1908). Chaque année,		30 fr.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées par MM. HÉBERT et A. MILNE-EDWARDS.

TOMES I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume .... **15** fr.
22 volumes .... 330 *fr.*

Cette publication a été remplacée par les

ANNALES DE PALEONTOLOGIE

publiées sous la direction de M. M. BOULE

Abonnement annuel :

Paris et Départements. 25 fr. — Étranger. .... 30 fr.